

Zoologischer Anzeiger

6. Supplementband

Verhandlungen
der
Deutschen
Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der

35. Jahresversammlung in Köln
vom 6. bis 8. Juni 1933

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von

Prof. Dr. C. APSTEIN

Schriftführer der Gesellschaft

Mit 56 Figuren im Text



Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1933

Ausgegeben im September 1933

Printed in Germany



Zoologischer Anzeiger

Begründet von
VICTOR CARUS

Fortgeführt von
EUGEN KORSCHOLT

Herausgegeben von
BERTHOLD KLATT
Professor an der Universität Halle a. S.

Zugleich
Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft

6. Supplementband



Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H. in Leipzig / 1933

Verhandlungen
der
Deutschen
Zoologischen Gesellschaft E. V.

auf der
35. Jahresversammlung in Köln
vom 6. bis 8. Juni 1933

Im Auftrage der Gesellschaft herausgegeben

von
Prof. Dr. C. APSTEIN
Schriftführer der Gesellschaft

Mit 56 Figuren im Text



35. Jahresversammlung in Köln

vom 6.—8. Juni 1933.

1. Anwesende.

Vorstand: Prof. P. BUCHNER (Breslau), Prof. F. BALTZER (Bern), Prof. C. APSTEIN (Berlin), Schriftführer.

Mitglieder: Prof. W. ARNDT (Berlin), Prof. A. BORGERT (Bonn), Dr. C. BOETTGER (Berlin), Dr. TH. Freih. v. BRAND (Hamburg), Prof. E. BRESSLAU (Köln), Dr. Fr. BROCK (Hamburg), A. DULTZ (München), Prof. H. J. FEUERBORN (Münster), Dr. W. FISCHEL (Groningen), cand. H. FRIELING (Göttingen), Prof. K. v. FRISCH (München), Dr. H. GOFFART (Kiel), Dr. H. GRAUPNER (Leipzig), Prof. G. GRIMPE (Leipzig), Dr. H. HÄNEL (Leipzig), Prof. K. v. HAFNER (Hamburg), Prof. O. HARNISCH (Köln), Dr. R. HEBERDEY (Graz), Prof. G. HEBERER (Tübingen), Dr. P. HEIDERMANNS (Bonn), Dr. A. HERFS (Leverkusen), Prof. K. HERTER (Berlin), Dr. H. HERTLING (Helgoland), Frh. Prof. P. HERTWIG (Berlin), Prof. R. HESSE (Berlin), Dr. G. CH. HIRSCH (Utrecht), Prof. H. HOFFMANN (Jena), H. HOLTZINGER-TENEVER (Oldenburg), Prof. G. JUST (Greifswald), cand. A. KISSELBACH (Köln), Prof. B. KLATT (Halle), Dr. A. KOCH (Breslau), Dr. G. KOLLER (Berlin), Prof. C. KOSSWIG (Braunschweig), Dr. Fr. KRÜGER (z. Zt. Utrecht), Dr. W. KUHLE (Frankfurt a. M.), Dr. R. LEHMENSICK (Bonn), Dr. M. LEINER (Bremen), Dr. O. LINKE (Leipzig), Dr. W. LUDWIG (Halle), Prof. O. MANGOLD (Berlin-Dahlem), Dr. O. MATTES (Marburg), Prof. E. MATTHES (Greifswald), Dr. W. MEISE (Dresden), Dr. E. MEYER (Kiel), Frh. Dr. L. MUDROW (Düsseldorf-Oberkass.), Dr. N. PETERS (Hamburg), Frh. Dr. W. PETZOLD (Leipzig), Prof. H. PRELL (Tharandt), Fr. Dr. A. PRELL (Tharandt), Frh. Dr. E. PUKOWSKI (Frankfurt a. M.), Prof. E. REICHENOW (Hamburg), Prof. A. REICHENSPERGER (Bonn), Prof. E. REISINGER (Köln), Prof. A. REMANE (Kiel), Dr. B. RENSCH (Berlin), Dr. E. RIES (Köln), Dr. F. SATO (Berlin-Dahlem), Dr. H. SCHARNKE (Dresden), Dr. E. SCHARRER (München), Dr. E. SCHLOTTKE (Rostock), Prof. W. J. SCHMIDT (Gießen), Dr. J. H. SCHUURMANS-STEKHOFEN JR. (Utrecht), Dr. E. SCHWARZ (Berlin-Friedenau), Prof. STEINBOCK (Innsbruck), Dr. G. STEINER (Heidelberg), Prof. A. STEUER (Ro-

vigno), Prof. H. A. STOLTE (Tübingen), Geh. Rat. Prof. ZUR STRASSEN (Frankfurt a. M.), Dr. G. v. STUDNITZ (Kiel), Dr. F. SÜFFERT (Freiburg i. Br.), Dr. E. TITSCHACK (Hamburg), Prof. L. v. UBISCH (Münster), Dr. W. ULRICH (Berlin-Dahlem), Prof. H. WACHS (Stettin), Prof. H. WEBER (Danzig), Dr. R. WEIGMANN (Würzburg), Dr. FR. WEYER (Rostock), Prof. W. WUNDER (Breslau), Dr. H. WURMBACH (Bonn). Zusammen 83 Mitglieder.

Gäste: Fr. CHARLOTTE APSTEIN (Berlin), Fr. Stud. BERNEGAN (Köln), Frau BRESSLAU-HOFF (Köln), Fr. LINE BRESSLAU (Köln), Frau M. BUCHNER (Breslau), GIORGIO BUCHNER (Breslau), Dr. LENCHIU CHEN (z. Zt. Hamburg), Fr. Stud. G. CONRAD (Köln), Cand. AUGUST COSTODIS (Köln), Studienrat Dr. DAHM (Brühl), Fr. Stud. ELISABETH DIEPER (Köln), Fr. Cand. H. DIETZEL (Köln), Dr. W. EINSELE (Heidelberg), Studienrat OTTO ENGEL (Brühl), Fr. ERDMANN (Köln), Fr. Stud. MAGDALENE FASBENDER (Köln), Frau HELENE FEUERBORN (Münster), Prof. A. FISCHER (Kopenhagen), Frau M. FISCHER (Kopenhagen), Frau ELISABETH GRIMPE (Leipzig), Studienrat Dr. W. HAANEN (Köln), Frau ERNA v. HAFNER (Hamburg), Dr. HAUCHECORNE, Direktor des Zoo (Köln), Frau HAUCHECORNE (Köln), Fr. Stud. LOTTE HEIDENREICH (Köln), K. H. HEIL (.....), Stud. K. HEINEN (Köln), Stud. JOSEF HEINZEN (Köln), Frau M. HERFS (Köln), Frau M. HERTER (Berlin), Fr. Stud. JOHANNA HÖLLER (Köln), Frau HILDE HOFFMANN (Jena), Fr. Stud. MARGA HUMMELTENBERG (Köln), Prof. Dr. JACHMANN (Köln), Stud. FRANZ JANSEN (Köln), Stud. ARTHUR KATHE (Köln), Garteninspektor W. KAUSEN (Köln), Fr. Stud. K. KECKHOFF (Köln), Priv.-Doz. Dr. KEMPERMANN (Köln), PAUL KNOLL (Köln), Studienrat Dr. KOEP (Köln), Frau M. KRÜGER (Münster), Studienrat KRUPP (Köln), Frau GERTRUD KUHLE (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. KUSKE (Köln), Fr. Stud. MARGRET LANDSBERG (Köln), LASER (.....), Frau GERTRUD LEINER (Bremen), H. LIEB (Münster), Dr. med. RHABAN LIERTZ (Köln), Studienrat FRIEDRICH ZUR LINDEN (Köln), W. MARTEN (.....), Stud. KLAUS MEESSEN (Köln), Stud. RICHARD MERTEN (Köln), Frau EVA MEYER (Kiel), Stud. PAUL NEUSS (Köln), Dr. PAGENKOPF, Kölnische Zeitung (Köln), Prof. Dr. PHILIPP (Köln), Cand. HANS REICH (Köln), Frau M. REMANE (Kiel), Frau ILSE RENSCH (Berlin), Fr. Ch. RIFFARTH (Köln), Fr. Stud.-Ref. ELSE RUWISCH (Elberfeld), Fr. Stud.-Ass. RUTH SCHATZ (Köln), Fr. Stud.-Ass. SCHICK (Köln), Fr. Stud. M. MARG. SCHMIDT (Köln), Fr. Stud. MARIE SCHULER (Köln), Priv.-Doz. Dr. SEYBOLD (Köln),

Frl. GERTRUD SIEGEL, Lab.-Ass. (Köln), Dr. STARK, Ass. Anat. (Köln), Studienrat Dr. STEUSLOFF (Gelsenkirchen), Frau E. ZUR STRASSEN (Frankfurt a. M.), Prof. Dr. VEIT (Köln), Frl. Stud. E. VOLLMAR (Köln), P. VAN WEEL (Utrecht), Dr. WEISSBERG, Ass. Anat. (Köln), Frau E. WEYER (Rostock), Stud. JOSEF WODACK (Köln), Frl. Stud. E. WOLTER (Köln), Frl. Stud. EVAREGINA ZIMMERMANN (Köln), P. ZOLZ (Leipzig). Zusammen 82 Gäste.

2. Tagesordnung.

Zugleich eine Übersicht über den Verlauf der 35. Versammlung.

Montag, den 5. Juni.

8 Uhr: Begrüßungsabend in der neuen Wandelhalle des Gürzenich (Eingang von der Gürzenichstraße).

Dienstag, den 6. Juni.

9–1 Uhr: 1. Sitzung im großen Hörsaal des Zoologischen Instituts Eifelplatz.

Ansprachen: Prof. Dr. P. BUCHNER, Prof. Dr. KUSKE, Prof. Dr. JACHMANN, Prof. Dr. VEIT, Prof. Dr. BRESSLAU.

Berichte des Schriftführers (s. Nr. 4a, b), Geschäftliches.

1. Referat: BERNHARD RENSCH (Berlin): Zoologische Systematik und Artbildungsproblem, dazu Ausstellung von Sammelobjekten zur Demonstration von Artbildungsfragen.

Vorträge: C. KOSSWIG, H. A. STOLTE, Frl. P. HERTWIG, F. BALTZER.

3–5 Uhr: 2. Sitzung ebenda.

Vorträge: A. STEUER, O. MATTES, H. J. FEUERBORN, J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN JR., N. PETERS.

Vorträge in der Parallelsitzung. Vorsitz: Prof. F. BALTZER. O. HARNISCH, E. SCHARRER, G. KOLLER, E. SCHWARZ, W. WUNDER.

5–5½ Uhr: Photographische Aufnahme der Mitglieder und Gäste.

6½–8 Uhr: Demonstrationen: F. SÜFFERT, E. REICHENOW, A. KISSELBACH, O. MATTES, H. J. STAMMER, Frl. L. MUDROW, O. MANGOLD.

8 Uhr: Bierabend im Messegelände, mit Dom- und Rheinuferbeleuchtung zu Ehren der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Mittwoch, den 7. Juni.

9–1 Uhr: 3. Sitzung im Zoologischen Institut.

Geschäftliches: Die nächstjährige Versammlung. Bericht über »Tierreich« und »Zoologischer Bericht«. Vorschläge für Vorstandswahl 1934/35 (s. Nr. 4e, c, d, h).

2. Referat: A. FISCHER (Kopenhagen): Gewebezüchtung und ihre Beziehung zur allgemeinen Biologie (mit Film).

Vorträge: A. KOCH, H. J. STAMMER, E. REISINGER, E. RIES, E. SCHLOTTKE.

3–5 Uhr: 4. Sitzung ebenda.

Vorträge: E. BRESSLAU, H. PETERS, F. SÜFFERT, FR. BROCK, F. WEYER.

2 Demonstrationen: FR. KRÜGER.

5 Uhr: Anschließend an die Vorträge: Besichtigung des Zoologischen Gartens unter Führung von Direktor Dr. HAUCHECORNE und geselliges Beisammensein im Zoo-Restaurant.

Donnerstag, den 8. Juni.

9–12¹/₄ Uhr: 5. (Schluß)-Sitzung.

Bericht der Kommission über Regelung der Vorträge einschließlich Antrag PLATE usw. Deutsche Zoologische Gesellschaft und Union, sowie Zweckverband. Vorwahl für den Vorstand 1934/35 (s. Nr. 4i, f, g, h).

Vorträge: G. v. STUDNITZ, H. WACHS, E. MATTHES, K. v. HAFFNER, H. GRAUPNER, R. WEIGMANN.

12¹/₄ Uhr: Schlußwort des Vorsitzenden.

1¹/₂ Uhr: Dampferfahrt zum Siebengebirge. (Preis 2 RM.) Gemeinsames Mittagessen auf dem Rheindampfer 1,50 RM. Spaziergang auf den Drachenfels (Fahrgelegenheit mit Zahnradbahn). Abends Rückkehr mit Dampfer nach Köln so rechtzeitig, daß die Nachtschnellzüge zur Heimreise erreicht werden können.

Freitag, den 9. Juni.

Burgenfahrt in die Eifel. Kosten der Fahrt einschließlich Mittagessen und Nachmittagskaffee etwa 9–10 RM.

Sonnabend, den 10. Juni.

Exkursion 1: Nach Wallertheim bei Mainz zur Jagdstelle der Eiszeitjäger (Biocönose aus der Diluvialzeit) und nach Nierstein zur Fährtenfundstelle im Rotliegenden (Biocönose aus der Permzeit) unter Führung von Prof. Dr. SCHMIDTGEN-Mainz. Kosten (außer Eisenbahn Köln-Mainz) für Autobus und Mittagessen etwa 4 RM. Rückfahrt nach Mainz rechtzeitig zur Benutzung der Abendzüge. (Keine Teilnehmer.)

Exkursion 2: An die limnologische Station Niederrhein in Haus Bey bei Hinsbeck (Bahnhof Lobberich) unter Führung von Studienrat Dr. STEUSLOFF (Gelsenkirchen), zusammen mit der Deutschen Malakozoologischen Gesellschaft. Kosten für Fahrt und Mittagessen etwa 6–7 RM.

3. Vorsitz und Ansprachen.

Den Vorsitz auf der Versammlung übernahm Herr Prof. P. BUCHNER (Breslau), nachdem Herr Prof. W. BALTZER dem Empfinden folgend, daß in der gegenwärtigen Zeit ein Reichsdeutscher an der Spitze der Gesellschaft stehen solle, von sich aus sein Amt als 1. Vorsitzender im Einverständnis mit dem Vorstande niedergelegt hatte. Die Mitglieder des Vorstandes Herr Prof. ZIMMER und Herr Prof. H. JORDAN (Utrecht) waren an der Teilnahme verhindert, letzterer durch schwere Erkrankung seiner Gattin; telegraphisch wurden die besten Wünsche zur Genesung übermittelt.

Herr Prof. P. BUCHNER eröffnete die Versammlung mit folgender Ansprache:

Hochansehnliche Versammlung!

Die 35. Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, die ich hiermit eröffne, ist eine ganz besondere. Sie ist die erste in einem neuen Deutschland, unter einer von der Hoffnung von Millionen getragenen neuen Ordnung! Möge sie auch unserer geliebten zoologischen Wissenschaft den Boden bereiten, auf dem sie blühen und gedeihen kann. Das ist in diesem Augenblick unser aller heißer Wunsch.

Alle, die Sie hier zu dieser Tagung zusammengekommen sind, heiße ich herzlich willkommen. Willkommen heiße ich auch insbesondere die Vertreter der Universität Köln, die uns mit ihrer Anwesenheit beehren: Herrn Prof. Dr. KUSKE, den Rektor des vergangenen Jahres und zugleich Vertreter des Kuratoriums, Herrn

Prof. Dr. JACHMANN als Vertreter der Philosophischen Fakultät und Herrn Prof. Dr. VEIT als den der Medizinischen.

Auf unserer letzten Tagung in Utrecht, die noch in unser aller Erinnerung als eine besonders glücklich und anregend verlaufene weiterlebt, nahmen wir, wie sie wissen, mit Freuden eine Einladung Herrn Geheimrat SPEMANNs nach Freiburg an. Als aber zunehmende wirtschaftliche Schwierigkeiten den Besuch und den Erfolg der Zusammenkunft in Frage stellten, mußte sich der Vorstand schweren Herzens entschließen, die Tagung abzusagen. Um so mehr war man sich einig, daß diesmal nicht wieder die Pfingsttage vorübergehen durften, ohne daß wir in altgewohnter Weise zur Pflege unseres Faches und unserer persönlichen Beziehungen zusammenkämen. Da die Einladung nach Freiburg für dieses Jahr nicht aufrecht erhalten werden konnte, mußten wir uns anderweitig umsehen, und da wies uns eine solche Professor BRESSLAUS einen allen willkommenen Weg. Mit Freuden haben wir damals diese Einladung angenommen und mit Freuden sind wir auch heute alle zu Ihnen gekommen, lieber Herr Kollege, in die Stadt, in der Sie der Zoologie eine prächtige neue Pflegestätte bereitet haben, zu der wir Sie von Herzen beglückwünschen. In die Stadt des himmelragenden Domes und der Madonnen Lochners, auf den Boden, wo römischer und germanischer Geist so einzigartig aufeinander gewirkt haben.

Wollen und können wir alle doch nicht von Zoologie allein leben! Ich jedenfalls will es keinem übel nehmen, der sich einmal aus den Sitzungen hinüberstiehlt zu den römischen Gläsern des Walraff-Richartz-Museums oder in die ostasiatische Sammlung, die in Europa ihres Gleichen sucht.

Für alles, was Sie und Ihre Mitarbeiter bereits an sorgfältiger Vorbereitung für diese Tagung geleistet haben, spreche ich Ihnen den Dank der Gesellschaft aus.

Außer diesen freudigen Herzens erfüllten Pflichten des Willkommens und des Dankes obliegt mir aber noch eine traurige. Ich habe der Lücken zu gedenken, die der Tod seit der Utrechter Tagung in unsere Reihen gerissen hat. BLOCHMANN und MEISENHEIMER weilen nicht mehr unter uns. In diesem Kreise brauche ich nicht zu sagen, was wir mit ihnen verloren haben, den vielwissenden Nestor, dessen frühere Arbeiten schon der Geschichte der Zoologie angehören, und den noch mit voller Kraft an dem heutigen Bild unserer Wissenschaft Wirkenden. Zu ihnen gesellen sich Professor

PFEFFER (Hamburg), Baron DE GUERNE (Paris) und Staatsrat Professor PETERSEN (Reval).

Darüber hinaus aber drängt es mich, zweier zu gedenken, obwohl sie nicht Mitglieder unserer Gesellschaft waren. Vor wenigen Wochen starb in Neapel JULIUS GROSS, allen, die an die Zoologische Station kamen, treuer Berater und vielen unter uns lieber Freund. Er fand fern von seiner baltischen Heimat auf dem englischen Friedhof seine Ruhe, der nun schon so manches Zoologengrab birgt. Und am 2. Weihnachtsfeiertage erlag in Rom PAOLO ENRIQUES, den wir alle als Präsidenten des letzten Internationalen Zoologenkongresses schätzen gelernt, den schweren Verletzungen eines Unfalls, den er auf der Fahrt nach Neapel zu seinen geliebten Radiolarien erlitt. Ihrer aller Andenken soll in unserem Kreise weiter leben.

Nun aber wollen wir uns den Arbeiten der Lebenden zuwenden! Zwei wichtige Referate und eine Fülle interessanter Mitteilungen und Demonstrationen warten auf uns und versprechen wertvollste Anregung.

Darauf begrüßten die Versammlung Herr Prof. Dr. KUSKE, als Vertreter des Rektors, Herr Prof. Dr. JACHMANN als Vertreter des Dekans der Philosophischen Fakultät, Herr Prof. Dr. VEIT als Vertreter des Dekans der Medizinischen Fakultät und Herr Prof. Dr. BRESSLAU als Direktor des Zoologischen Instituts.

Hierauf erteilte der Herr Vorsitzende dem Schriftführer das Wort zur Verlesung seiner Geschäftsberichte (s. 4a, b).

4. Geschäftliches.

4a. Bericht des Schriftführers für die Zeit vom Mai 1931 bis Dezember 1931.

Unsere 34. Jahresversammlung konnten wir vom 26. bis 28. Mai dank der Einladung der Holländischen Kollegen in Utrecht abhalten. Wir sind ihnen zu großem Dank verpflichtet für die freundliche und gastliche Aufnahme und für die vorbildliche Arbeit des örtlichen Ausschusses. In dankbarer Erinnerung sind uns die Einladung durch die »Vereeniging vor Vreemdeligen Verkeer«, nach dem Tierpark des Herrn F. E. BLAAUW, zu dem Glockenspiel vom Domturme, zu dem geselligen Abend der »Nederlandsche Dierkundige Vereeniging«, zur Besichtigung der Zuiderzeewerke und des Zoologischen Gartens, Museums und Institut in Amsterdam, sowie zu dem Essen durch »Het Koninklijk Zoologisch Genootschap

Natura Artis Magistra«. Von den Teilnehmern an der Versammlung — 102 Mitglieder der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 71 Mitglieder der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging und 82 Gäste — ist wohl jeder vollbefriedigt gewesen, und der Wunsch des Vorsitzenden der Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Herrn Prof. VAN BEMMELEN, in fünfjähriger Periode die Versammlung in Holland abzuhalten, wurde mit Beifall aufgenommen. Immer engere Beziehungen können so mit den stammverwandten Holländischen Kollegen aufgenommen werden.

Die Mitgliederzahl betrug Ende 1931: 450, also 5 weniger als zu Beginn des Jahres und zwar 4 Ehrenmitglieder, 125 lebenslängliche — 168 ordentliche zu 15 RM., — 136 ordentliche zu 5 RM. und 17 außerordentliche. Der Übertritt von 15-RM.-Mitgliedern zu solchen zu 5 RM. hat leider angehalten, auch ein Zeichen der Not unserer Zeit. Außer den schon im vorigen Bericht genannten sind verstorben: Prof. BLOCHMANN (22. IX.) und Prof. PFEFFER (4. XII.). Ausgetreten sind: Prof. VOSSELER, Prof. v. BRUNN, Prof. WILL, Dr. MAAS, Dr. SCHLÜTER, Prof. REH, Dr. KRALLINGER, Dr. KÄSTNER, Frl. v. BRUCHHAUSEN. 1 Mitglied ist gestrichen. Eingetreten sind: Dr. H. SCHARNKE, Dr. CAESAR BOETTGER außer den schon im vorigen Bericht genannten (34, 34). Zum 70. Geburtstage erhielten vom Vorsitzenden Glückwünsche: Dr. K. JORDAN (Tring), Geh.-Rat Prof. MARTIN (Gießen), Prof. VOSSELER (Hamburg), Prof. EHRENBaum (Hamburg), Hofrat Prof. REBEL (Wien).

Infolge eines Schreibens von Prof. O. KÖHLER, der die finanziellen Nöte des Herder-Institutes in Riga, eines auf Vorposten stehenden deutschen Instituts, schilderte, wurde dem Institut die Lieferung des Zoologischen Berichtes vorläufig auf 3 Jahre von Bd. 21 zugesagt; der Verleger gibt das Exemplar uneigennütziger Weise zum Selbstkostenpreise ab. Bd. 1–21 des Berichtes wurden von einem Mitgliede unserer Gesellschaft gestiftet.

Ende des Jahres fand die Vorstandswahl statt, deren Resultat im Zoologischen Anzeiger (97, 7–8. 1932) veröffentlicht wurde, wie folgt:

Protokoll über die Wahl des Vorstandes für 1932/33.

Zahl der abgegebenen Stimmen. .	212
Davon gültig	196
Ungültig	16

Es erhielten als Vorsitzender: ZIMMER 186, BALTZER 7, v. BUDENBROCK 1, GOLDSCHMIDT 1, H. J. JORDAN 1 Stimme(n).

Es erhielten als stellvertretende Vorsitzende: BALTZER 163, BUCHNER 147, H. J. JORDAN 132, v. BUDDENBROCK 84, KLATT 27, P. SCHULZE 14, ZIMMER 8, G. C. HIRSCH 3, BRESSLAU 1, KÜHN 1, MEISENHEIMER 1, NACHTSHEIM 1, REICHENSBERGER 1, STEUER 1 Stimme(n).

Es erhielten als Schriftführer: APSTEIN 190, HARTMANN 2, v. BUDDENBROCK 1, JOLLOS 1 Stimme(n). 2 Zettel leer.

Demnach sind in den Vorstand für 1932/33 gewählt:

Vorsitzender: Prof. Dr. CARL ZIMMER (Berlin).

1. stellvertr. Vorsitzender: Prof. Dr. FRITZ BALTZER (Bern).

2. „ „ Prof. Dr. PAUL BUCHNER (Breslau).

3. „ „ Prof. Dr. H. J. JORDAN (Utrecht).

Schriftführer: Prof. Dr. CARL APSTEIN (Berlin).

Berlin-Dahlem, den 2. Januar 1932.

M. HARTMANN, Vorsitzender.

V. JOLLOS. J. HÄMMERLING.

Unsere Kasse hatte eine Einnahme von . . .	7544,98 RM.
und eine Ausgabe von	3688,83 RM.
so daß für 1932 verbleiben.	3856,15 RM.

Das Vermögen ist dasselbe wie im Vorjahre.

4b. Bericht des Schriftführers für die Zeit vom 1. Januar 1932 bis Ende Mai 1933.

Nach einer Umfrage bei den Mitgliedern betreffs einer Jahresversammlung in Freiburg i. Br. hat sich eine Mehrheit (111 zu 42) dahin ausgesprochen, daß unter dem Druck der deutschen Not von einer Versammlung abzusehen und die Freiburger Tagung auf Pfingsten 1933 zu verschieben sei. Da aber Herr Geh.-Rat Prof. Dr. SPEMANN verhindert ist, 1933 die Gesellschaft in Freiburg i. Br. zu empfangen, erbot sich Herr Prof. BRESSLAU (Köln), die Versammlung nach Köln zu übernehmen, wohin er sie ursprünglich für 1933 einzuladen gedachte; wir sind ihm zu großem Dank verpflichtet, daß wir die Versammlung hier am freien deutschen Rhein abhalten können. Die Mitgliederzahl ist 1932 von 450 auf 427 gefallen, und zwar hauptsächlich dadurch, daß ich gezwungen war, 22 Mitglieder zu streichen, die seit 3–6 Jahren trotz Mahnungen nichts von sich haben hören lassen. Ein Mitglied, Baron J. de GUERNE (Paris) ist gestorben; ausgetreten sind: Prof. LEHMANN

(Altona), Prof. KAHRS (Essen), Prof. EHRENBAUM (Hamburg), Prof. EHRMANN (Leipzig), Dr. SKLOWER (Königsberg) und Fr. Dr. GERHARDT (Berlin). Eingetreten sind 6 Mitglieder: Dr. W. NEU (Leipzig), Dr. R. WETZEL und Dr. H. WEIGOLD (Hannover), Prof. STEINBÖCK (Innsbruck), Dr. M. LEINER (Bremen) und das Zoologische Institut Würzburg. Im Jahre 1933 (Ende Mai) ist durch Überwiegen der Beitritte zu den Abgängen die Zahl wieder auf 443 gestiegen. 2 Mitglieder sind verstorben: Prof. MEISENHEIMER (Leipzig) am 24. Februar und Prof. PETERSEN (Nömme bei Reval) am 3. Februar. Ausgetreten sind: Dr. SCHNAKENBECK (Hamburg) und Prof. BASTIAN SCHMID (München-Solln). Eingetreten sind: Cand. H. FRIELING (Göttingen), Prof. Dr. L. BREITFUSS (Berlin), Dr. H. PETERS (Münster), Prof. O. JANSON (Köln), Dr. G. STEINER (Heidelberg), Dr. E. SCHWARZ (Berlin-Friedenau), Dr. F. SCHWARZ (Passau), Dr. G. v. STUDNITZ (Kiel), Dr. E. SCHLOTTKE (Rostock), Dr. K. BERGER (Leipzig), Fr. Dr. L. MUDROW (Düsseldorf-Oberkassel), Cand. A. KISSELBACH (Köln), Dr. P. E. RIETSCHER (Frankfurt a. M.), Fr. Dr. E. PUKOWSKI (Frankfurt a. M.), Dr. J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN JR. (Utrecht), Dr. O. LINKE (Leipzig), Dr. H. HÄNEL (Leipzig), Dr. LEINER (Bremen), Dr. E. MEYER (Kiel).

Leider haben wieder viele Mitglieder auf die Lieferung unserer Verhandlungen verzichtet (15) wir haben jetzt nur 143 ordentliche Mitglieder, die 15 RM. zahlen und 155 zu 5 RM., zum ersten Male, daß letztere überwiegen; im Jahre 1924 war das Verhältnis 169 zu 32 oder 5 zu 1 (siehe die Aufstellung: Verh. 33, 12. 1929).

Glückwünsche zum 70. Geburtstage wurden 1932 übersandt: Prof. Dr. BRANDES (Dresden) am 2. Mai, Prof. Dr. FLEISCHMANN (Erlangen) am 28. Juni, Prof. Dr. PLATE (Jena) am 16. August und Prof. Dr. C. APSTEIN am 19. September, außerdem Geh.-Rat Prof. Dr. KORSCHOLT (Marburg) zum 50jährigen Doktorjubiläum am 12. August und Prof. Dr. M. WEBER (Eerbeek) zum 80. Geburtstag. 1933: Prof. A. COLLIN (Berlin) am 16. März.

Unsere Kassenverhältnisse haben sich weiterhin gut entwickelt.

Wir hatten eine Einnahme von	6491,40 RM.
und eine Ausgabe von	764,10 RM.
also für 1933 einen Rest von	5727,30 RM.

Das Vermögen hat die gleiche Höhe wie im Vorjahr.

Die Abrechnungen für die Jahre 1931 und 1932 sind von den Herren Prof. Dr. E. MARCUS und Prof. Dr. K. HERTER geprüft

und richtig gefunden worden. Auf Antrag des Herrn Vorsitzenden wird dem Schriftführer Entlastung erteilt.

4c. Prof. C. APSTEIN, *Bericht über den »Zoologischen Bericht 1931/32«*:

Auch am »Zoologischen Bericht« geht die deutsche Not nicht spurlos vorüber. Der Abonnenten wegen müssen wir uns auf $3-3\frac{1}{2}$ Bände pro Jahr beschränken, trotzdem genügend Material an Referaten für einen 4. Band vorliegt. Andererseits ist jetzt ein Überangebot von Referenten, so daß die frühere Sorge einen neuen Referenten zu finden, behoben ist. Der Absatz des Berichtes läßt natürlich auch zu wünschen übrig, zumal zwei große Länder ganz oder fast ganz als Bezieher ausfallen. Die USA. haben durch ihre »Biological Abstracts«, die mit gewaltigen Geldsummen arbeiten, versucht, ausländische Referatenorgane zu verdrängen, und Rußland, das sehr aufnahmefähig wäre, kann aus Geldmangel nicht den Bericht kaufen. Zu um so größerem Danke sind wir unserem Herrn Verleger Dr. FISCHER verpflichtet, der treu zum Bericht steht und ihn in so vorzüglicher Ausstattung und zu so billigem Preise herausgibt.

Auch meinen Referenten, von denen viele seit Beginn des Berichtes in ihren Spezialgebieten referieren, sowie Herrn Dr. REINIG, der mich bei den Arbeiten unterstützt, fühle ich mich nicht nur verpflichtet meinen herzlichsten Dank auszusprechen, sondern es ist mir ein Bedürfnis, dieses auch öffentlich zu tun.

Im Jahre 1931 sind Bd. 25, Heft 7-16 bis Bd. 28, Heft 1-3 = $108\frac{1}{2}$ Bogen erschienen und 1932 Bd. 28, Heft 4-16 bis Bd. 31, Heft 1-6 = 123 Bogen, also $3-3\frac{1}{2}$ Bände.

Die Wahl des Ausschusses ist in diesem Jahre wieder vorzunehmen, ich schlage — mit Erlaubnis des Herrn Vorsitzenden — vor, wiederum die Herren Prof. KORSCHULT, PLATE, SCHLEIP zu wählen.

Einstimmig werden die drei genannten Herren wieder gewählt.

4d. Prof. C. APSTEIN, *Bericht über das »Tierreich« 1931/32*:

Wie alljährlich berichte ich kurz über das »Tierreich«, des von unserer Gesellschaft gegründeten, dann von der Preußischen Akademie der Wissenschaften in Berlin übernommenen Unternehmens. In dem angegebenen Zeitraum sind folgende Bände erschienen: 55. AHL: Anura 3. 56. SIG THOR: Bdellidae, Nicoletiellidae, Cryptognathidae. 57. und 58. BEIER: Pseudoscorpionidae 1, 2.

Für die folgenden 2 Jahre ist mit Manuskripten vorgesorgt vorläufig bis Bd. 67: 4 große und 5 kleine Arbeiten. Dem Verleger, Herrn VEIT & Co., in Firma Herrn W. DE GRUYTER & Co. (Berlin), gebührt der Dank, daß er die Bände jetzt so reich mit Bildmaterial ausstattet, wodurch ihre Benutzbarkeit auch durch Nichtspezialisten sehr erleichtert ist.

4e. *Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes.*

Von den Herren Prof. P. KRÜGER und VERSLUYS war eine Einladung nach Wien für 1934 ergangen. Ein endgültiger Beschluß konnte nicht gefaßt werden, da die Entwicklung in Österreich abgewartet werden muß. Sollte die Abhaltung der Versammlung in Wien nicht möglich sein, so hat Herr Prof. E. MATTHES die Gesellschaft nach Greifswald eingeladen.

4f. *Deutsche Zoologische Gesellschaft und Union.*

Herr Prof. WENT (Utrecht) hatte sich als Vorsitzender der Brüsseler Versammlung der »Union internationale des Sciences biologiques« am 13. Juni 1931 an die Deutsche Zoologische Gesellschaft gewandt und sie zum Beitritt zur Union aufgefordert. Die Union wurde Juni 1919 gegründet, ausdrücklich wurden die Vertreter der Mittelmächte bis 1931 ausgeschlossen (Zur Orientierung: G. KARO, Der geistige Krieg gegen Deutschland, in Mitt. Verb. Deutsch. Hochschulen 1925). Jetzt sind die Satzungen geändert, so daß auch die Vertreter der Mittelmächte beitreten können. Die Deutsche Zoologische Gesellschaft lehnt einstimmig einen Beitritt zur Union ab.

4g. *Deutsche Zoologische Gesellschaft und Zweckverband der Deutschen Naturwissenschaftlichen und Medizinischen Kongresse.*

Der Zweckverband verfolgt das Ziel, eine Verbindung zwischen den einzelnen Deutschen Naturwissenschaftlichen und Medizinischen Gesellschaften herzustellen, durch die eine Zusammenarbeit ermöglicht und Unstimmigkeiten in zeitlicher und sachlicher Beziehung vermieden werden.

Mitglieder können nur die über ganz Deutschland, einschließlich der Deutsch sprechenden außerdeutschen Länder, verbreiteten wissenschaftlichen Gesellschaften werden, nicht die regionären Vereinigungen.

Die Mitglieder verpflichten sich, dem Zweckverband Namen und Anschrift ihres Vorsitzenden, bzw. ihrer Geschäftsstelle, sowie Ort, Datum und Hauptthema ihrer Tagungen unmittelbar nach deren Feststellung mitzuteilen.

Die Auskünfte werden in den »Mitteilungen der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte« abgedruckt.

Die Vorsitzenden bzw. die Geschäftsstellen der dem Zweckverband angeschlossenen Gesellschaften erhalten die »Mitteilungen« kostenlos.

Ein Beitrag wird nicht erhoben.

Der Zweckverband wird vom Vorstand der Gesellschaft Deutscher Naturforscher und Ärzte geleitet. Die Nachrichten gehen an die Geschäftsstelle der Gesellschaft, deren Anschriften den Mitgliedern laufend mitgeteilt werden.

Der Beitritt zum Zweckverband wird einstimmig beschlossen.

4h. *Vorwahl für 1934/35:*

Der Vorstand hatte die Herren Prof. P. BUCHNER, Prof. H. JORDAN, Prof. W. J. SCHMIDT und Prof. E. MATTHES zur Wahl in den Vorstand für 1934/35 vorgeschlagen.

In der Vorwahl am 8. Juni 1933 wurden 54 Stimmzettel abgegeben, von denen 53 gültig waren. Das Wahlergebnis wurde vom Schriftführer zusammen mit Herrn Prof. KOSSWIG festgestellt.

Es erhielten an Stimmen die Herren: Prof. BUCHNER 49, Prof. MATTHES 49, Prof. W. J. SCHMIDT 48, Prof. H. JORDAN 33, Prof. KLATT 12, Prof. HESSE 4, Geh.-Rat zur STRASSEN 3, Prof. KÜHN 3, Prof. P. KRÜGER 3, Prof. PLATE 2 und je 1 Stimme: Prof. v. UBISCH, Prof. BALTZER, Prof. REICHENSBERGER, Prof. v. BUDDENBROCK und Prof. P. SCHULZE.

Als Schriftführer erhielt Prof. APSTEIN 52 Stimmen.

4i. *Geschäftsordnung § 2 betreffs der Vorträge:*

Auf unserer 34. Jahresversammlung in Utrecht wurde eine Kommission, bestehend aus den Herren Prof. HARTMANN, Prof. v. FRISCH und Prof. KOSSWIG gebildet, die Richtlinien für die Vorträge auf den Tagungen ausarbeiten sollten, dieses ist auf einer Sitzung in München geschehen. Herr Prof. KOSSWIG las die einzelnen Absätze vor, die in folgender Form von der Versammlung angenommen wurden und den bisherigen § 2 unserer Geschäftsordnung ersetzen sollen. Hierzu war noch ein Antrag PLATE-

FRANZ-UHLMANN-HOFFMANN eingegangen, der sich mit Abschnitt 2e deckte und der in der Form der Antragsteller in die Geschäftsordnung aufgenommen ist.

Geschäftsordnung.

- 2a. Die Zahl der Vorträge soll nicht beschränkt sein. Der Anmeldetermin soll möglichst früh gelegt werden. Der Inhalt des Vortrages soll bei der Anmeldung kurz angegeben werden.
- b. Es ist Pflicht jedes Vortragenden, aus Kollegialität die festgesetzte Redezeit nicht zu überschreiten.
- c. Durch Zeichen ist der Redner einige Minuten vor der abgelaufenen Zeit zu mahnen.
- d. Nach Ablauf der Redezeit soll das Wort entzogen werden.
- e. Was schon im Druck erschienen ist, darf nicht vorgetragen werden. Was anderwärts in Druck gegeben, aber noch nicht erschienen ist, darf vorgetragen, aber zum Abdruck in den »Verhandlungen« bei vorhandenem Raume höchstens in Form eines ganz kurzen Referats eingereicht werden.
- f. An Stelle von Vorträgen ohne allgemeinere Gesichtspunkte — Technisches, Vorzeigen von Tabellen, systematische Ausführungen — sollen Demonstrationen treten. Ihre Wiedergabe mit Abbildungen (Strichzeichnungen) soll in den »Verhandlungen« ermöglicht werden.
- g. Es sollen möglichst keine Parallelsitzungen stattfinden.
- h. Die Vorträge sollen von dem Vorsitzenden nach stofflichen Gesichtspunkten auf die Sitzungen verteilt werden.
- i. Eventuelle Parallelvorträge und Demonstrationen sollen deutlich und rechtzeitig kenntlich gemacht werden.
- k. Bei Zeitmangel sollen größere gesellschaftliche Veranstaltungen, um das sachliche Programm in Ruhe abwickeln zu können, eingeschränkt werden.

Referate und Vorträge.

5. Herr Dr. BERNHARD RENSCH (Berlin):

Zoologische Systematik und Artbildungsproblem¹ (Referat).

(Mit 6 Abbildungen.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Einleitung	19
2. Artbildung durch geographische Variation	21
3. Nichtgeographische Typen der Artbildung	36
4. Verursachung der geographischen Variabilität	43
A. Die Bedeutung singularer Mutanten	43
B. Die Beziehungen geographischer Rassen zu den Umweltfaktoren	49
C. Simultane Entstehung geographischer Rassen	66
5. Evolution höherer systematischer Einheiten	70
6. Schluß	82

1. Einleitung.

Wenn für zwei aufeinanderfolgende Versammlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft das Problem der Artbildung zum Thema eines Referates gewählt wurde, so geschah dies wohl nicht nur in dem Wunsche, die Verschiedenheit der Meinungen zur Geltung kommen zu lassen, sondern vor allem aus der Erkenntnis heraus, daß die hier vorliegenden Fragen sehr komplexer Natur sind und die einzelnen Teildisziplinen ein jeweils verschiedenes Material zur Klärung beizusteuern vermögen. Für das Verständnis der nun schon seit einer Reihe von Jahrzehnten bestehenden Gegensätzlichkeit, für die heute noch die Schlagworte Darwinismus und Lamarckismus üblich, wenn auch nicht mehr recht zutreffend sind, ist diese Vielseitigkeit der Tatsachengrundlagen sehr wesentlich. Denn es liegt doch offenbar hauptsächlich am Studienmaterial, daß gerade Genetiker im allgemeinen eine rein singular-mutative Artbildung annehmen und daß andererseits gerade viele vergleichende Anatomen, Paläontologen und Systematiker eine inducierende Einwirkung äußerer Faktoren bei der

¹ Durch besondere Vereinbarungen mit dem Verlage, dem für sein freundliches Entgegenkommen auch an dieser Stelle gedankt sei, wurde eine etwas erweiterte Darstellung des Vortrages ermöglicht.

Ausprägung neuer Formen für wesentlicher halten. Könnten alle Forscher auf der gleichen Wissensbasis aufbauen, so würden die Meinungen gewiß viel weniger differieren! Wir sollten uns daher bei evolutionistischen Untersuchungen möglichst mit den Befunden aller einschlägigen Disziplinen vertraut machen. Natürlich wird dies bereits ziemlich allgemein angestrebt, aber daß es noch in ungenügender Weise geschieht, lehren Diskussionen der letzten Jahre wie etwa die auf der gemeinsamen Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungsforschung mit der Paläontologischen Gesellschaft².

Zu solchen ungenügend bekannten und zu wenig berücksichtigten Gebieten gehören auch die neueren Ergebnisse der systematischen Zoologie. Diese Vernachlässigung ist nun freilich durchaus verständlich. Ist doch die Trennung der systematischen von der »allgemeinen« Zoologie eine leider recht scharfe geworden, da sie nicht nur auf das Bekanntwerden einer fast unvorstellbaren Formenfülle und die dadurch notwendig gewordene Spezialisierung zurückzuführen ist, sondern wohl mehr noch auf die Differenzen in der Methodik. Das Untersuchungsobjekt des Allgemeinzooologen ist die »lebende Substanz« schlechthin. Er beschränkt sich daher auf die möglichst intensive Erforschung eines für die jeweiligen Fragestellungen günstigen Objektes. Der Systematiker ist im Gegensatz dazu vorwiegend auf extensive Studien angewiesen. Es liegt nahe, darin eine starke Beschränkung in den erreichbaren Zielen zu erblicken. Doch trifft dies nicht ganz zu: gerade für das Problem der Artbildung können auch extensive Untersuchungen wichtig sein, ja manche Fragestellungen sind überhaupt nur durch eine derartige Methodik zu klären. So vor allem die wichtige Frage, ob denn eine einheitliche Gesamtlösung des Evolutionsgeschehens möglich ist, oder ob die vorhandene Formenfülle nicht vielleicht verschiedene Typen der Artbildung erkennen läßt. Damit verknüpft sich die weitere Frage, ob wir ein Hauptprinzip der Artbildung erkennen können. Dann vermag die systematische Zoologie aber auch Beiträge zu dem Problem der Einwirkung äußerer Faktoren auf die Rassen- und Artbildung zu liefern, also einem Problem, das sonst vorzugsweise von der experimentellen Zoologie her, vor allem von der Genetik, in Angriff genommen wird. Und wie ich nachzuweisen hoffe, sind die Ergebnisse des Systematikers hier durchaus geeignet, für weitere experimentelle Untersuchungen

² Zeitschr. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre 54, 8-80. 1930.

die Richtung anzugeben, die z. Zt. geläufigen Erklärungsmöglichkeiten einzuengen und damit die Gegensätzlichkeit der Auffassungen vielleicht ein wenig zu vermindern.

Ehe ich nun diese Fragenkomplexe im einzelnen bespreche, möchte ich einen kurzen Gesamtüberblick über die Entwicklung der systematischen Arbeitsweise geben, weil damit zugleich die Grundlagen für die zu diskutierenden Schlußfolgerungen geschaffen werden.

2. Artbildung durch geographische Variation.

Bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts war es trotz mehrfacher reformatorischer Bestrebungen noch bei fast allen Tiergruppen üblich, Arten im Sinne LINNÉs und bei manchen davon auch Unterarten zu unterscheiden. Die Arten waren meist durch eine Reihe von Merkmalen wohl charakterisiert und voneinander durch deutliche morphologische Lücken getrennt. Diese klaren Umgrenzungen wurden dann aber mit der zunehmenden Kenntnis des tierischen Formenreichtums zum Teil wieder undeutlich. Man entdeckte allenthalben Formen, die sich ebensowohl als Unterarten zu der einen als auch zu der anderen Art stellen ließen. Die einzelnen Autoren waren daher oftmals sehr verschiedener Ansicht, sie faßten den Artbegriff bald weiter, bald enger und es drohte somit ein nomenklatorisches Chaos zu entstehen. Dies wäre wohl auch unvermeidbar gewesen, wenn man nicht begonnen hätte, den zu starren Speciesbegriff zu erweitern.

Die Arten und Unterarten waren bis dahin fast ausnahmslos rein morphologisch charakterisiert worden. Nun setzte sich allmählich die Auffassung durch, daß auch die geographische Verbreitung der einzelnen Formen als ein taxonomisch wesentliches Merkmal anzusehen ist. Viele untereinander nahe verwandte »Arten« erwiesen sich nämlich als geographische Vertreter, die an den Grenzgebieten ineinander übergehen und daher jeweils zu größeren oder kleineren Komplexen zusammengefaßt werden konnten. So entstanden »Großarten«, in welchen die früheren Arten als geographische Rassen (ternär benannt) eingingen. Die ehemals unklaren Fälle waren dabei gerade das Beweismaterial dafür, daß die verschiedenen Formen, denen sie wechselweise als Unterarten angefügt wurden, ihrerseits derselben »Großart«, oder, wie wir heute wohl eindeutiger sagen, demselben »Rassenkreis« angehören. Rein systematisch kam es damit nicht nur zu einer Klärung im phylogenetischen Sinne, sondern auch zu einer weitgehenden Verein-

fachung. Ein paar Zahlen mögen dies illustrieren. Bis zum Jahre 1903 waren im paläarktischen Gebiete 26 Bachstelzenarten und 4 Unterarten (ohne die Synonyme) beschrieben worden. Diese Formen konnten nun als Glieder von nur 4 Rassenkreisen erkannt werden³. Entsprechend konnten die 9 bis 1910 beschriebenen Arten und die 3 Unterarten der Hähergattung *Garrulus* als geographische Rassen eines einzigen Rassenkreises angesehen werden. Die 26 bis 1919 beschriebenen Fischotterarten der Gattung *Lutra* stellten sich als 4 Rassenkreise heraus (die sich ihrerseits wieder geographisch vertreten)⁴. Die bis 1927 beschriebenen 96 Arten der Käfergattung *Cypholoba* erwiesen sich bei Berücksichtigung der geographischen Verhältnisse als 16 Rassenkreise⁵, usw. Die mit solchen Reduktionen verbundene Denkökonomie liegt auf der Hand, denn das, was der Spezialist sich zu merken hat, sind ja zunächst nur die Namen der Arten bzw. der Rassenkreise, nicht die der Rassen. Aber nicht weniger wichtig ist natürlich die Tatsache, daß die erkannten Rassenkreise im Gegensatz zu den früheren Arten natürliche Einheiten darstellen, was vor allem bei quantitativen tiergeographischen Untersuchungen⁶ und ökologischen Vergleichen (s. u.) von prinzipieller Bedeutung ist.

Die Anwendung dieses geographischen Prinzips ist nun je nach dem Entwicklungsgrade der Formenkenntnis bei den einzelnen Tiergruppen sehr verschieden weit fortgeschritten. Nachdem schon IMMANUEL KANT⁷ und CH. GIRTANNER⁸ am Ende des 18. Jahrhunderts die geographische Variation in ihrer Bedeutung erkannt hatten, war es besonders der Ornithologe C. L. GLOGER, der bereits 1833⁹ die systematischen Konsequenzen aus dem Vikariieren der sogenannten »Arten« zu ziehen bemüht war, was dann späterhin bei anderen Tiergruppen auch durch ALLEN (1871), GULICK (1872), KOBELT (1881), EIMER (1889), KLEINSCHMIDT (1897, 1901), P. und F. SARASIN (1899) u. a. angestrebt wurde. Aber eine generellere

³ Nach E. HARTERT, Die Vögel der paläarktischen Fauna. 3 Bände, 2 Nachträge. Berlin 1910–1932.

⁴ Vgl. H. POHLE, Arch. f. Naturgesch. (A) **85**, 247, 1919, 10 Taf.

⁵ Vgl. G. STROHMEYER, Mitt. Zool. Mus. Berlin **14**, 287–462. 1928, Taf. 1–17.

⁶ Vgl. B. RENSCH, Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929, S. 113–115; sowie B. RENSCH, Geogr. Z. **38**, 164–165. 1932.

⁷ IMMANUEL KANT, Von den verschiedenen Rassen des Menschen. Königsberg 1775.

⁸ CH. GIRTANNER, Über das Kantische Prinzip für die Naturgeschichte. Göttingen 1796.

⁹ C. G. GLOGER, Das Abändern der Vögel durch Einfluß des Klimas. Breslau 1833.

Anwendung des geographischen Prinzips setzte, wie erwähnt, erst nach der Jahrhundertwende ein. Zunächst war dabei wohl die Ornithologie führend, die heute schon fast die gesamte Vogelwelt derart durchgeordnet hat, doch folgten bald auch ähnliche systematische Revisionen für größere Gruppen der Schmetterlinge, Käfer, Säuger, Reptilien, Amphibien und Fische.

In einer zusammenfassenden Darstellung (l. c. 1929, 20–75), konnte ich vor einigen Jahren nachweisen, daß das Prinzip geographischer Rassenkreise sich aber auch bei fast allen anderen Gruppen als fruchtbar erweisen würde, und daß es nur der Anregung bedürfe, um generell durchgeführt zu werden. Inzwischen sind nun schon viele Arbeiten erschienen, welche diese Auffassung im vollen Umfange bestätigen. Besonders wichtig sind dabei solche Untersuchungen, die das Vorhandensein geographischer Rassenkreise unter Meerestieren weiterhin belegen¹⁰. So stehen wir jetzt mitten in einer großzügigen Neuordnung der untersten systematischen Kategorien und die Zahl der Spezialisten, welche sich dieser Methodik noch verschließen, wird ständig geringer.

Aber es erweist sich nun natürlich nicht jede Form als Glied eines Rassenkreises: es existieren auch nicht geographisch variierende, deutlich begrenzte Arten im alten Sinne. Es sind dies vor allem ältere Tiertypen, die im Laufe der Zeit mancherlei Umweltswechsel überstanden und sich dadurch nun verschiedenen Biotopen einpassen können, ohne dabei morphologische Veränderungen zu erleiden. Solche Formen, zu denen außer den bekannten »Dauertypen« z. B. sehr viele Protozoen gehören, sind daher auch oft kosmopolitisch oder doch sehr weit verbreitet. Überhaupt ist die aktive oder passive Ausbreitungsfähigkeit, wie weiter unten noch genauer gezeigt werden wird, von großer Bedeutung für die geographische Variation: bei ortstreuen Formen ist die Anzahl isolierter Arten stets erheblich geringer als bei sehr beweglichen Formen. Schließlich gibt es in den meisten Tiergruppen auch noch einen Prozentsatz junger Arten, deren Areal noch zu gering ist, um

¹⁰ Man vergleiche z. B. W. SCHNAKENBECK, Z. Morph. u. Oekol. **21**, 409–566. 1931 (Fische). — F. T. DEMENTJEW, E. K. PLETSCHKOWA u. a., Rep. 1. Session State Oceanogr. Inst. Moscow **1931**, 49–78. Nr. 2 (Fische). — C. ZIMMER, Mitt. Zool. Mus. Berlin **16**, 628–636. 1930 (Cumaceen). — A. STEUER, Z. Wiss. Zool. **125**, 92–101. 1925 (Copepoden). — F. A. SCHILDER, Zool. Anz. **85**, 130–137. 1929 (Cypraeidae); 10. Kongr. Intern. Zool. **1930**, 980–990 (Cypraeidae). — F. BORG, Arch. f. Naturgesch., N. F. **2**, 136–142 (Gegenüberstellung arktischer und antarktischer Bryozoen-Rassen). — F. PAX, Zool. Jahrb. Syst. **63**, 419–421. 1931 (Anthipatharien) u. a.

geographische Rassen zu bilden, oder relikitärer Arten, die ebenfalls ein zu kleines Gebiet bewohnen, um geographisch zu variieren.

Für das Evolutionsproblem ist nun die Feststellung von größter Bedeutung, in welchem Ausmaß unter den beschriebenen Formen derartige nicht geographisch variierende Arten anzunehmen sind. Wir müssen also einmal solche Gruppen analysieren, die schon vollständig genug bekannt sind, und bei denen in jüngerer Zeit eine Revision nach geographischen Prinzipien vorgenommen wurde. Endgültig geklärt ist in dieser Hinsicht ja wohl noch keine größere Gruppe, da es von vielen schwerer zugänglichen Gebieten immer noch an den zur systematischen Klärung unerläßlichen größeren Serien fehlt. Infolgedessen wird die Zahl der geographischen Rassen sich allgemein noch erhöhen und die Zahl der als Arten geltenden Formen sich durch spätere Einbeziehung in Rassenkomplexe verringern.

Einem Abschluß am nächsten ist wohl E. HARTERTS zusammenfassendes Werk über die Vögel der paläarktischen Fauna (l. c.). Ich zählte hier sämtliche erwähnten Singvögel (also Band I mit Nachträgen) durch und erhielt folgende Zahlen: 1492 geographische Rassen in 325 Rassenkreisen und 197 einzelne Arten. Es sind also nur 11,6% aller beschriebenen Formen Arten, alle übrigen sind Angehörige von Rassenkreisen.

Weniger vollkommen sind bisher die Säuger bekannt. MILLERS Katalog der westeuropäischen Arten von 1912¹¹ führt 169 geographische Rassen in 51 Rassenkreisen und 145 Arten auf, d. h. 46,1% der angeführten Formen werden noch als einzelne Arten betrachtet. Natürlich wird sich dieses Verhältnis seitdem erheblich verschoben haben. Das lehrt auch schon MILLERS Liste der nordamerikanischen Säuger von 1923¹² mit 1630 Rassen in 396 Rassenkreisen und 995, d. h. 37,9% Arten. Auch hier stammen aber viele der »Arten« aus dem nur ungenügend bekannten tropischen Teil.

Für die europäischen Reptilien und Amphibien gaben 1928 MERTENS und MÜLLER eine nach geographischen Gesichtspunkten revidierte Liste heraus¹³. Sie nennen darin bei den Reptilien 133 Rassen in 43 Rassenkreisen und 48 Arten (d. h. 26,5% der beschriebenen Formen) und bei den Amphibien 48 Rassen in 18 Rassenkreisen und 19 Arten (d. h. 28,4% der beschriebenen Formen). Auch bei diesen beiden Klassen dürften aber noch erhebliche Änderungen der Prozentzahlen eintreten.

Bei den Schmetterlingen ist es möglich, auch schon tropische Gruppen heranzuziehen. Es liegt nämlich für das indo-australische Faunengebiet eine sorgfältige Bearbeitung der Tagfalter von K. JORDAN, H. FRUHSTORFER u. a. aus dem Jahre 1927 vor¹⁴. Wegen der ungeheuren Formenfülle zählte ich hier aber

¹¹ G. S. MILLER, Catalogue of the mammals of Western Europe. London 1912.

¹² G. S. MILLER, List of North American Recent Mammals. U. St. Nat. Mus. Bull. 128. Washington 1924.

¹³ R. MERTENS u. L. MUELLER, Liste der Amphibien und Reptilien Europas. Abhandl. SENCKENBERG. Naturf.-Gesellsch. 41, 1-62. 1928.

¹⁴ K. JORDAN, H. FRUHSTORFER u. a., Die indo-australischen Tagfalter. In SEITZ, Groß-Schmetterlinge der Erde. Bd. 9. Stuttgart 1927.

nur die ersten 3 Familien aus (Papilioniden, Pieriden, Danaiden): 2268 Rassen in 412 Rassenkreisen und 283 Arten, d. h. 11,1% aller beschriebenen Formen.

Bei den mitteleuropäischen Schließmund-Schnecken (*Clausiliidae*) konnte P. FIEBIGER die bekannten 69 Arten auf 16 Rassenkreise und 21 Arten (= 30,4%) reduzieren¹⁵.

Dieses Zahlenmaterial, das immerhin schon auf mehreren Tausend sorgfältig studierter Formen basiert, zeigt in ganz unzweideutiger Weise, daß die geographische Variabilität etwas Normales darstellt. Es ist im allgemeinen bedeutend wahrscheinlicher, daß eine Form einem geographischen Rassenkreise angehört, als daß sie eine isolierte Art darstellt.

Nun hat die geographische Variation aber naturgemäß nur dann eine Bedeutung für das Evolutionsproblem, wenn die Hauptmerkmale der Rassen erblich sind. Daß dies wenigstens bei der Mehrzahl der Fälle so ist, darf man heute wohl nicht mehr bezweifeln, da bereits eine Fülle von entsprechenden Beobachtungen vorliegt. Es sei hier nur hingewiesen auf die genetischen Analysen an menschlichen Rassenmischlingen, an geographischen *Peromyscus*-Rassen (Nager) durch SUMNER (1915–1930), an Jagdfasanen-Rassen (*colchicus*, *mongolicus*, *torquatus*, *versicolor* usw.) durch POLL (1910), THOMAS und HUXLEY (1927) u. a., an Taubenrassen durch WHITMAN (1919), TAIBELL (1932) u. a., an Papageienrassen durch DUNKER (1931), an die zahlreichen Beschreibungen von anderen Rassenbastarden bei Vögeln, wie *Carduelis linaria*, *Passer domesticus*, *Serinus canaria* u. a. (Literatur bei POLL 1910), an die Rassenkreuzungen bei Schmetterlingen von GOLDSCHMIDT, STANDFUSS, FEDERLEY u. a., an die TOWERschen *Leptinotarsa*-Versuche, bei denen, wie ich früher schon einmal ausführte (RENSCH, l. c., 90–91, 1929), die sogenannten »Arten« wahrscheinlich geographische Rassen darstellen. Bei westsizilianischen Landschnecken der Gattung *Murella* konnte ich schließlich selbst durch Kreuzungen die Erblichkeit der Hauptrassenmerkmale (relative Schalenhöhe, Ausbildung eines Kieles, Ausprägung von Rippen, Bänderung) feststellen. Dazu kommt dann noch die Fülle der »indirekten« Beobachtungen: die Untersuchungen über die Konstanz der Fischrassen (HEINCKE, J. SCHMIDT, SCHNAKENBECK), die vielen Beobachtungen von Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen in freier Natur¹⁶ und schließlich noch die zahlreichen Fälle, in denen in Zoologischen

¹⁵ P. FIEBIGER, Arch. f. Naturgesch. N. F. Im Druck.

¹⁶ Vgl. z. B. Die ornithologischen Beispiele von W. MEISE, Verh. D. Zool. Ges. 1928, 96–105.

Gärten verschiedene geographische Rassen (besonders von Huf-tieren, Nagetieren, Raubtieren, Affen, Fasanen, Tauben, Webe-finken) nebeneinander im gleichen Klima gezüchtet wurden, ohne daß die charakteristischen Merkmale verschwanden. Alle diese Untersuchungen haben im wesentlichen das gleiche Resultat er-geben: daß mindestens die meisten Hauptmerkmale geo-graphischer Rassen erblich sind und daß die Rassen-differenzen dabei stets eine ganze Anzahl von Merkmalen betreffen (vgl. auch S. 64). Natürlich sind auch manche Merk-male, die zur Rassencharakteristik herangezogen wurden, rein phaenotypisch bedingt (wie z. B. noch unveröffentlichte Unter-suchungen des Genetischen Instituts in Berlin-Buch an dem Coccinelliden *Epilachna chrysomelina* ergaben), aber es handelt sich dann wohl niemals um alle Rassenmerkmale.

Mit dem Nachweis des generellen Auftretens geographischer Rassen und der Erbllichkeit der Hauptcharaktere sind nun zwei wesentliche Voraussetzungen erfüllt für die Annahme, daß die Artbildung hauptsächlich auf dem Wege über die geographische Variation erfolgt. Eine solche Annahme werden wir ja um so eher machen, als damit manche theoretischen Schwierigkeiten aus dem Wege geräumt sind. Bei der Diskussion der Verursachung der Artbildung war man immer wieder auf die Schwierigkeit gestoßen, daß beginnende Rassendifferenzen durch Panmixie wieder verwischt werden konnten. All die Auswege, die man ersann — Annahme eines Selektionswertes auch für gering-fügigste Unterschiede, orthogenetische Tendenzen, physiologische Isolierung, Rassenbildung nur durch dominante Mutanten usw. — hatten dabei immer den Nachteil, höchstens für wenige Fälle wahrscheinlich gemacht werden zu können. Derartige Schwierig-keiten existieren aber nicht mehr, wenn eine geographische Rassen-bildung als häufigste Vorstufe der Artbildung angesehen wird.

Es soll hier indes nicht auf diese vieldiskutierten Fragen ein-gegangen werden. Wohl aber müssen wir etwas eingehender einen Einwand behandeln, der in den letzten Jahren mehrfach erhoben wurde und für den gerade die Erfahrungen des Systematikers wesentlich sind: daß nämlich die Artbildung nicht als Fort-setzung der geographischen Rassenbildung angesehen werden dürfe, daß also die Rassenbildung nur eine sekundäre Gliederung darstelle, die mit den für die Entstehung der Arten wirksamen Faktoren nichts zu tun habe. Wir müssen also die vor-handenen Rassenkreise daraufhin prüfen, ob Anzeichen vorhanden

sind, daß die Rassen tatsächlich zu neuen Arten führen und daß ein solcher Übergang nicht etwa nur in Ausnahmefällen, sondern ganz generell wahrscheinlich gemacht werden kann.

Die moderne systematische Forschung vermag nun diese Fragen in meines Erachtens ziemlich eindeutiger Weise zu beantworten. Vergleichen wir zunächst einmal die Artmerkmale und die Rassenmerkmale miteinander. Bei Säugern und Vögeln sind die geographischen Rassen hauptsächlich durch Unterschiede in Färbung, Zeichnung, Größe und Proportionen einzelner Körperteile charakterisiert. Daneben bestehen aber vielfach, wie ich dies früher bereits eingehender belegte¹⁷, nicht weniger markante Unterschiede im Bau des Schädels (*Homo*, *Lutra*, *Potamochoerus*, *Macropus*, *Evotomys*, *Anas*, *Nucifraga*, *Falco*, *Passerella*, *Parus* usw.), in der Zahl, Farbe und Struktur der Eier, in den Rufen und im Gesang, in den Zuggewohnheiten usw. Die Merkmale, die verschiedene Arten kennzeichnen, sind nun im allgemeinen durchaus die gleichen, nur sind sie meist zahlreicher oder stärker ausgeprägt und werden dadurch auch an Organen deutlich, bei denen geringere Rassenunterschiede gewöhnlich nicht beachtet werden (wie z. B. vielfach bei anatomischen Charakteren)¹⁸.

Ganz entsprechend liegen die Verhältnisse bei anderen Tiergruppen. Bei Reptilien werden zur Artcharakteristik häufig folgende auch als Rassendifferenzen vorkommenden Merkmale angegeben: Größe, Färbung, Zeichnung, Grad der Schlankheit, Schuppenzahlen, Form und Anordnung von Schuppen und Schildern, Schnelligkeit der Bewegung u. a. Bei Amphibien kommen ebenfalls anatomische Unterschiede sowohl zwischen Arten als auch zwischen Rassen vor. Bei Fischen sind die für die Artcharakteristik so wichtigen Zahlen von Flossenstrahlen, Schuppen und Wirbeln auch als Rassenmerkmale zu finden. Ähnlich steht es mit den Differenzen im Kopulationsapparat von Insekten, mit den Schalenmerkmalen (Kiel, Rippung, Bezahnung, relative Höhe usw.) der Mollusken usw. Zusammenfassend können wir also sagen: die meisten Artmerkmale können auch als Rassenmerkmale auftreten, es besteht also in dieser Beziehung keine Grenze zwischen den beiden systematischen Kategorien, wie sie doch anzunehmen wäre, wenn Rassenbildung und Art-

¹⁷ B. RENSCH, Das Prinzip geographischer Rassenkreise. Berlin 1929, S. 20-75, 81-85.

¹⁸ Vgl. E. KATTINGER, Sexual- und Subspecies-Unterschiede im Skelettbau der Vögel. Journ. f. Ornithol. 77, 41-149. 1929.

bildung zwei prinzipiell verschiedene Vorgänge wären. Es ist dabei zu beachten, daß Rassen auch oftmals gerade durch sehr wesentliche Merkmale unterschieden werden (z. B. Kopulationsapparat der Insekten), während die Artdifferenzen gelegentlich nur durch Häufung einer Reihe von relativ belanglosen Merkmalen zustande kommen (man vergleiche etwa Haussperling und Feldsperling).

Die Fortdifferenzierung von der geographischen Rasse zur Art läßt sich nun aber auch unmittelbar durch eine große Anzahl von Übergangsfällen belegen. Es gibt nämlich viele Formen, bei denen man im Zweifel sein kann, ob sie »noch als Rasse« zu einem Rassenkreis einbezogen werden können, oder ob sie »schon als Art« zu bezeichnen sind. Solche intermediären Fälle sind besonders augenfällig, wenn es sich um Inseln handelt, die schon längere Zeit hindurch isoliert sind. So wird z. B. der vielgestaltige Rassenkreis des Jagdfasans (*Phasianus colchicus*), der von Südeuropa bis Ostasien verbreitet ist, auf den japanischen Inseln durch die überwiegend metallisch grünen *Ph. versicolor*-Rassen vertreten. E. HARTERT faßte bei der ersten Durcharbeit der paläarktischen Vögel (l. c.) *Ph. versicolor* als eigenen Rassenkreis auf, fügte ihn dann aber später (in den Nachträgen) etwas zögernd doch noch dem *colchicus*-Rassenkreise ein, worin ihm aber die meisten japanischen Ornithologen bis heute nicht gefolgt sind. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei vielen Südseevögeln, wie etwa bei den gelbhaubigen Kakadus, die sich alle untereinander geographisch vertreten, die aber verschiedene morphologisch stark unterschiedene Gruppen erkennen lassen.

Aber auch in Kontinentalgebieten sind derartige »Grenzfälle von Rasse und Art«, für die ich zur systematischen Differenzierung die Termini »Artenkreis« oder »Genus geographicum« vorschlug, allgemein verbreitet. So vertritt z. B. der Einfarbstär (Sturnus unicolor) der Mittelmeerländer geographisch den Rassenkreis des gemeinen Staren (*St. vulgaris*), und man hat auch versucht, beide Gruppen miteinander zu vereinen, doch ist eine solche Zusammenziehung nicht gebräuchlich geworden. Die 4 Fischotter-Rassenkreise *Lutra lutra* (Nordwestafrika, Europa, Asien), *L. sumatrana* (Sumatra, Borneo), *L. maculicollis* (äthiopisches Afrika) und *L. plattensis* (Nord- und Südamerika) könnten zu einem einzigen Rassenkreise, besser aber zu einem Genus geographicum zusammengeschlossen werden. Die Clausiliiden (Schließmundschnecken) *Iphigena rolphi* (Westeuropa), *I. badia* (Alpengebiet) und *I. tumida* (Osteuropa) gelten als 3 Arten. Man könnte sie wegen ihrer Ähnlich-

keit und ihres Vikariierens aber auch »noch« als scharf differenzierte geographische Rassen auffassen.

Das Vorhandensein solcher Grenzfälle lehrt also, daß ein Übergang von der geographischen Rasse zur Art hin tatsächlich vorkommt. Wenn wir nun aber die geographischen Rassen, wie oben ausgeführt wurde, als die häufigsten Vorstufen der Arten ansehen wollen, dann müßte es sich darüber hinaus auch nachweisen lassen, daß die Grenzfälle relativ häufig zu finden sind. Nun ist es hier allerdings vorläufig noch unmöglich, umfassenderes Zahlenmaterial beizubringen, da der Begriff des Artenkreises ja erst vor wenigen Jahren eingeführt wurde. Doch sagen auch die bisher vorliegenden Zahlen schon genug.

Bei der systematischen Bearbeitung der Vögel der Kl. Sunda-Inseln Lombok, Sumbawa und Flores¹⁹ hatte ich neben der Zusammenfassung von geographischen Rassenkreisen auch die Grenzfälle stets besonders hervorgehoben, also die Fälle, bei denen von einer nomenklatorischen Zusammenfassung abgesehen wurde, obwohl das Vikariieren und die nahe Verwandtschaft außer Zweifel standen. Ich stellte so bei einem Bestande von 160 Rassenkreisen 47 solcher Artenkreise fest, also einen außerordentlich hohen Prozentsatz (man bedenke, daß jeder Artenkreis aus 2 oder mehreren Arten oder Rassenkreisen besteht).

Bei einer Revision der indoaustralischen Zosteropiden (Brillenvögel) konnte auch E. STRESEMANN das Artenkreisprinzip mit Vorteil anwenden²⁰. Er unterschied bei der Gattung *Zosterops* 22 Rassenkreise und 30 einzelne Arten, faßte davon aber 18 Arten und 14 Rassenkreise in 6 Artenkreisen zusammen.

Auch in Kontinentalgebieten liegen die Verhältnisse nicht anders. Zur Prüfung stellte ich einmal bei den ersten 3 Familien in HARTERTS Vögeln der paläarktischen Fauna (I. c.) die Arten und Rassenkreise zusammen, bei denen wegen des geographischen Vertretens und der nahen Verwandtschaft eine Zusammenfassung zu einem Rassenkreise mit scharf differenzierten Gliedern, d. h. zu einem »Artenkreise« möglich wäre. Es ergaben sich für die Corvidae neben 14 Rassenkreisen und 6 Arten 5 solcher Grenzfälle, bei den Sturnidae neben 2 Rassenkreisen und 5 Arten 1 Grenzfall, bei den Fringillidae neben 70 Rassenkreisen und 33 Arten 7 Grenzfälle.

Hier kann nun auch noch eine andere Tiergruppe herangezogen werden. P. FIEBIGER untersuchte kürzlich die mitteleuropäischen Clausiliiden²¹, bei denen er neben 21 Arten 16 Rassenkreise zusammenstellen konnte. 13 Arten und 8 Rassenkreise waren dabei ihrerseits wieder nächstverwandte Vikarianten, also Grenzfälle, die zu 8 Artenkreisen zusammengefaßt werden konnten.

Wie all diese Zahlen zeigen, sind die intermediären Fälle, bei denen es fraglich ist, ob »noch geographische Rassen« oder »schon Arten« vorliegen, so verbreitet, daß eine

¹⁹ B. RENSCH, Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, 451–637. 1931.

²⁰ F. STRESEMANN, Mitt. Zool. Mus. Berlin 17, 201–238. 1931.

²¹ P. FIEBIGER, Arch. f. Naturgesch., N. F. (im Druck).

normale Fortdifferenzierung von der geographischen Rasse zur Art als allgemein verbreitet angenommen werden kann.

Noch eindringlicher wird uns dieser Weg der Artbildung aber schließlich durch die großen Rassenkreise vor Augen geführt, die eine kontinuierliche Folge von jeweils einandersehrähnlichen Rassen darstellen, deren geographische Extreme aber so weit wie Arten differenziert sind. Bei dem schon erwähnten Laufkäfer *Carabus monilis* z. B. sind manche Rassen außerordentlich stark unterschieden (vgl. Abb. 1). So hat die schlesische Rasse (*preyssleri* Duft.) fast glatte Elythren, die süddeutsche Rasse (*monilis* F.) ist skulpturiert, wobei die Primärintervalle zerteilt, die Sekundär- und Tertiär-Intervalle glatt sind, die kroatische Rasse (*illigeri* Dej.)



Abb. 1. »Rassenkreis« und »Art«. Fig. 1-7 geogr. Rassen des Rassenkreises *Carabus monilis*. Fig. 8 *Calosoma investigator*, eine nicht geographisch variierende Art. (Fig. 1: Rasse *monilis* von Ulm, 2 *preyssleri* von Schlesien, 3 *scheidleri* von Niederösterreich, 4 *jucundus* von Visegrad, 5 *illigeri* von Kroatien, 6 *simulator* von NO-Serbien, 7 *excellens* von Podolien.) (Etw. vergr.)

ist ganz stark skulpturiert mit Zerteilung aller Intervalle, die nordostserbische Rasse (*simulator* KR.) ist unverhältnismäßig größer und besitzt sehr lebhaft metallisch glänzende Elythren ohne Andeutung von Tertiärintervallen und mit glatten Sekundärintervallen. Zu all diesen starken Verschiedenheiten kommen nun jeweils noch Unterschiede im Kopulationsapparat (Abb. 2), die so markant sind, daß die Möglichkeit einer erfolgreichen Kopulation

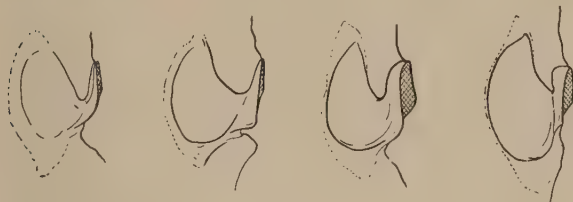


Abb. 2. Vaginalapophysen von *Carabus monilis monilis*, *C. m. scheidleri*, *C. m. illigeri* und *C. m. simulator* (nach H. FRANZ).

zwischen den genannten Rassen bezweifelt werden muß²². Unmittelbar benachbarte Rassen sind einander jedoch meist sehr ähnlich. Wären aber nun durch irgendein klimatisches oder geologisches Ereignis, eine Meerestransgression etwa, die Zwischenformen zwischen der glatten, dunklen, schlesischen Rasse und der riesigen, glänzenden, skulpturierten, serbischen Rasse ausgelöscht worden, so würde niemand die beiden Formen für Glieder eines Rassenkreises halten und eine solche Zusammenfassung wäre auch rein sachlich völlig unberechtigt. Die Abgrenzung zwischen Rasse und Art ist also etwas ganz Relatives: nicht die vorhandenen Differenzen entscheiden über die systematischen Beziehungen, sondern das Vorhandensein von Zwischenformen.

Nun handelt es sich bei *Carabus monilis* nicht etwa um einen Ausnahmefall. Es konnte z. B. JORDAN auch für Schmetterlingsrassen²³ Differenzen am Kopulationsapparat nachweisen (bei 131 von 276 untersuchten Sphingidenrassen). Es ist also wohl für sehr viele Rassenkreise wahrscheinlich, daß die geographischen Extreme sich wie »gute Arten« verhalten würden, wenn sie nebeneinander lebten. Dafür sprechen neben starken morphologischen Differenzen (dabei wesentlich vielfach schon der beträchtliche Größenunterschied), die andere Stimme, die oftmals ganz anderen Biotopansprüche und schließlich auch die gelegentlich feststell-

²² Vgl. H. FRANZ, Morphologische und phylogenetische Studien an *Carabus* L. und den nächstverwandten Gattungen. Z. wiss. Zool. **135**, 163–213. 1929.

²³ W. JORDAN, Journ. Genetics **10**, 233–246. 1927.

bare verminderte Fruchtbarkeit bei Kreuzungen (man vergleiche z. B. die von THOMAS und HUXLEY beschriebenen Kreuzungen²⁴ zwischen *Phasianus colchicus versicolor* und *Ph. c. formosanus*).

Das Verhalten extremer geographischer Rassen in freier Natur zueinander läßt sich nun aber auch durch ein interessantes Beispiel belegen. Der Rassenkreis unserer Kohlmeise (*Parus major*) zerfällt



Abb. 3. Verbreitungsgebiet des Rassenkreises *Parus major* (etwas schematisiert). Fein punktiert: grünrückige *major*-Gruppe, derb punktiert: graue *bokharensis*-Gruppe, gestrichelt: gelbnackige *minor*-Gruppe, schwarz: Gebiet, in dem *Parus major major* und *P. major minor* wie zwei »gute Arten« nebeneinander leben. (Man beachte die Übergangsbereiche in Persien, sowie im nördlichen Hinterindien und in S-China).

in 3 Gruppen. Die europäischen Rassen haben grünen Rücken und gelbe Bauchseiten (*major*-Gruppe), die Rassen von Persien an ostwärts bis zu den Sunda-Inseln (*bokharensis*-Gruppe) besitzen kein Lipochrom, sie sind also graurückig und weißbäuchig und die Rassengruppe von Japan und China (*minor*-Gruppe) schließlich hat nur einen gelb-grünlichen Fleck am oberen Ende des sonst grauen Rückens. Nun sind die drei Gruppen aber durch Übergänge verbunden (vgl. Abb. 3): in Persien gibt es eine breite intermediäre Zone, wo grün- und graurückige Formen ineinander übergehen und

²⁴ W. THOMAS u. W. HUXLEY, Z. wiss. Zool. 83, 151–210. 1905. — Bei Tagfaltern offenbar z. T. geringere Differenzen: vgl. J. DROSHN, Über Art- und Rassenunterschiede der männlichen Copulationsapparate von Pieriden (Lep.). Entom. Rundsch. 50, 133ff. 1933.

andererseits finden sich auch im nördlichen Hinterindien und im südlichen China ganz allmähliche Übergänge zwischen den beiden asiatischen Gruppen. Von Europa über Persien–Indien–Südechina bis hinauf zum Amurgebiet, wo die Nordgrenze der östlichen *minor*-Gruppe verläuft, können wir also eine Rassenkette verfolgen, deren Glieder allmählich ohne irgendeinen größeren Sprung ineinander übergehen. Nun dehnt sich aber das Verbreitungsgebiet der europäischen *major*-Gruppe in einem relativ schmalen Streifen auch nördlich des zentralasiatischen Gebirgsmassivs nach Osten hin aus und reicht hier ebenfalls bis in das Amurgebiet hinein, wo es mit dem *minor*-Gebiet zusammentrifft. Nach den zuverlässigen Beobachtungen von B. STEGMANN²⁵ verbastardieren sich hier nun aber die Rassen nicht miteinander, sondern leben in einer relativ weiten Zone im Amurtal bei Blagowestschensk und nördlich des kleinen Chingan (vielleicht auch noch weiter östlich) unvermischt wie zwei »gute Arten« nebeneinander. — Mit diesem Beispiel wird die Relativität von Rasse und Art wohl am besten illustriert. Im übrigen wird dadurch erneut und eindeutig bewiesen, daß wir in geographischen Rassenketten tatsächlich das Werden einer Art verfolgen können.

Wir sehen uns auf Grund dieser Befunde nun auch in die Notwendigkeit versetzt, einmal kritisch zu prüfen, welche Faktoren denn für die artliche Trennung entscheidend sind. Den heute noch geläufigen älteren Definitionen zufolge ist die Möglichkeit der Erzielung unbeschränkt fruchtbarer Nachkommenschaft das wesentlichste Kriterium. Nun wissen wir aber, daß in vielen Fällen fruchtbare Nachkommen aus Kreuzung von Arten, ja sogar von Gattungen hervorgehen können (z. B. bei den Tauben *Streptopelia risoria* × *Oenopopelia humilis*, nach WHITMAN²⁶), daß dieses Kriterium also nicht generell zu verwenden ist.

Was gerade die »jungen Arten« in der Natur voneinandertrennt, ist ja offenbar auch gar nicht die Unfruchtbarkeit eventuell auftretender Bastarde, sondern das Unterbleiben der Kopulation überhaupt. Dies kann aber nun durch die verschiedensten Faktoren bedingt sein. Bei Insekten kann ein Unterschied in den komplizierten Kopulationsorganen (wie wir es ja schon für normale Rassen erwähnten) die für die Spermaübertragung notwendige feste Verankerung verhindern. Eine solche Kopulationsbehinderung kann

²⁵ B. STEGMANN, Journ. f. Ornithol. 79, 177–180. 1931.

²⁶ CH. O. WHITMAN, Inheritance, fertility and the dominance of sex and color in hybrids of wild species of pigeons. Ed. by O. Riddle. Washington 1919.

aber auch schon lediglich durch stark unterschiedene Körpergröße der fraglichen Formen bedingt sein (wobei auch die Unfähigkeit kleiner Weibchen, relativ große Bastarde oder Bastardeier zur Welt zu bringen, zu bedenken ist). Es kann ferner die Kopulationszeit getrennt sein, wie dies für die beiden nahe verwandten Wasserfrösche *Rana ridibunda* (Mitte bis Ende Mai) und *R. esculenta* (Ende Mai bis Anfang Juni) aufgezeigt wurde²⁷. Es können schließlich Paarungseinleitungen, Balz, Rufe, Gesang, Eigengeruch usw. verschieden sein, wodurch das Zusammenfinden brünstiger Individuen verschiedener sonst nahe verwandter Formen verhindert werden kann. Doch sind es bei höheren Tieren gewiß in manchen Fällen auch nur die etwas verschiedene Färbung und Zeichnung, welche das Erkennen von Angehörigen der eigenen Form bedingen, d. h. es handelt sich um Fälle von Homogamie (»Rassegefühl«).

Daß sich die Angehörigen einer Vogelart z. B. fast nur durch optische und akustische Eindrücke erkennen, können wir schon daraus schließen, daß die nebeneinander lebenden Arten entweder durch das Aussehen oder durch die Stimme sich deutlich unterscheiden. Sehr ähnliche Arten, deren Aussehen in freier Natur etwa das gleiche ist, haben ganz allgemein eine deutlich unterscheidbare Stimme. Erwähnt seien dafür nur: Weidenlaubsänger (*Phylloscopus collybita*) und Fitislaubsänger (*Phylloscopus trochilus*), die Schwarzkopfmeisen *Parus atricapillus* und *Parus palustris*, der langkrallige und der kurzkrallige Baumläufer (*Certhia familiaris* und *C. brachydactyla*), Baumpieper (*Anthus trivialis*) und Wiesenpieper (*A. pratensis*). Nächstverwandte Arten mit gut unterscheidbarem Aussehen haben dagegen oftmals sehr ähnliche oder fast gleiche Stimmen wie unsere 3 Bachstelzen (*Motacilla alba*, *M. cinerea*, *M. flava*), die Würger (*Lanius*), Haus- und Feldsperling (*Passer domesticus* und *P. montanus*) usw. (Natürlich können auch Stimme und Aussehen verschieden sein.) Wenn also im Amurgebiet die grünrückige Kohlmeise *Parus major major* sich gegenüber der im gleichen Gebiet lebenden Rasse *P. major minor* wie eine Art verhält, so ist das offenbar auch nur durch die etwas abweichende Färbung, Größe und Stimme der beiden Formen bedingt. Es ist aber sehr wohl wahrscheinlich, daß man beide Formen in Gefangenschaft zur Paarung bringen könnte, gerade so, wie man auch Nachtigall und Sprosser kreuzen kann, die sich in freier Natur in dem gemeinsamen Wohngebiet zwischen Weichsel und Oder niemals miteinander paaren.

²⁷ Vgl. R. MERTENS, Senckenbergiana 10, 87. 1928.

Aus all dem Gesagten geht hervor, daß es durchaus unwesentlich erscheinende Merkmale sein können, welche bei einer jungen Art, die sich sekundär wieder über die Ausgangsform schiebt, eine Bastardierung verhindern und damit eine Fortdifferenzierung ermöglichen, die schließlich auch zu einer verminderten Fruchtbarkeit bei eventueller (künstlicher) Bastardierung führen kann. Diese Feststellung ist deshalb nicht unwesentlich, weil sie zu einer Änderung der Artdefinition²⁸ führen muß, vor allem aber, weil immer wieder behauptet wird, die geographische Variation führe nur zur Veränderung »unwesentlicher« Charaktere, während die Arten durch »wesentliche« Merkmale unterschieden seien.

Die Erkenntnis, daß die Artbildung überwiegend durch geographische Differenzierung erfolgt, daß also nächstverwandte Arten zunächst geographisch getrennt sind (wie das übrigens das Studium fast jeder Tiergruppe erkennen läßt), ist nun auch für die historische Betrachtung der Formenmannigfaltigkeit von Bedeutung. Man findet ja gewöhnlich in der Schichtenfolge eines Fundortes keine vollkommen gleitend ineinander übergehenden Ahnenreihen, sondern jeweils größere oder kleinere Sprünge, die von WAAGEN als Mutationen bezeichnet worden waren und die vielfach als tatsächliche Entwicklungssprünge aufgefaßt wurden und z. T. auch noch werden trotz aller physiologischer Bedenken. Es war dies eine gewissermaßen unausbleibliche Folgerung aus der üblichen Betrachtungsweise, die Entwicklung nur in der vierten Dimension zu verfolgen, und dabei nicht zu bedenken, daß jedem Zeitpunkte auch eine Artbildung in der zweiten und dritten Dimension zugeordnet ist. Wenn nun aber neue Arten jederzeit auch geographisch gebildet wurden, so war es unausbleiblich, daß diese zum Teil nach Erlöschen der sexuellen Affinität sich wieder rückwärts in das Gebiet der Ausgangsformen hinein ausbreiteten, wie wir dies z. B. an Arten, die sich während der Eiszeit bildeten (lang- und kurzkralliger Baumläufer, Sprosser und Nachtigall, rot- und gelbbauchige Unke usw.) beobachten können. In den WAAGENSchen Mutationen möchte ich nun derartige Neubildungen von Species erblicken, die keinen kontinuierlichen Zusammenhang zeigen, da die Zwischenformen ja in anderen Gebieten beheimatet waren. Von Bedeutung für diese Betrachtungsweise ist dabei auch

²⁸ Eine zusammenfassende Darstellung der modernen systematischen Methodik mit eingehender Diskussion der untersten Kategorien wird voraussichtlich noch am Ende dieses Jahres (1933) erscheinen.

die jedem Tiergeographen geläufige Erfahrung, daß bei intensiven Milieuänderungen (etwa Steppe-Wald) das Gros der Tierwelt stets dem neuen Milieu ausweicht und daß die Umwandlung an Ort und Stelle, also nur in der vierten Dimension, relativ selten ist. Daß vielleicht auch der Hiatus zwischen dem Neandertaler und modernen Menschrassen in Europa durch Berücksichtigung solcher Horizontalverschiebungen und der geographischen Artdifferenzierung zu lösen ist, sei hier nur angedeutet.

Das Überwiegen geographischer Artbildung ist schließlich auch für manche tiergeographischen Hypothesen von Bedeutung. Es ist eine verbreitete und besonders von Anhängern der »Reliktentheorie« vertretene Vorstellung, daß bestimmte Entwicklungsherde existieren, von denen aus ständig neugebildete Arten zentrifugal abwandern. Da aber durch geographische Differenzierung neue Arten jeweils in den Randgebieten entstehen, d. h. bei Wirbeltieren durch mehrere Tausend Kilometer voneinander getrennt, so wird damit deutlich, daß von »Entwicklungsherden« nur im Sinne mehr oder minder ausgedehnter Landkomplexe gesprochen werden kann.

3. Nichtgeographische Typen der Artbildung.

Die Feststellung, daß die Artbildung am häufigsten durch Weiterdifferenzierung geographischer Rassen stattfindet, soll aber nun nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Evolution sehr komplexer Natur ist und daß auch andere Differenzierungsvorgänge von Bedeutung sein können. Von der großen Anzahl der in Frage kommenden Tatsachen können hier aber nur die wichtigsten kurz besprochen werden. Beginnen wir mit einigen rein faunistischen Befunden. Es gibt eine Anzahl von Gattungen und Familien oder Unterfamilien, die auf ein unverhältnismäßig kleines Gebiet beschränkt sind, obwohl sie eine nicht geringe Zahl von Arten enthalten. So ist z. B. die Vogelfamilie der Geospizidae auf die Galapagos-Inseln beschränkt, manche formenreichen Untergattungen des Schnecken-Genus *Achatinella* finden sich nur je auf einer Südsee-Insel, eine Anzahl von Genera und Familien kommt nur im Baikalsee oder nur im Tanganjika-See vor usw. Derartige Fälle wurden in jüngster Zeit von R. WOLTERECK²⁹ als Beispiele »schizotypischer Artsplitterung«, d. h. von Neubildung von Arten neben den Ausgangsformen bezeichnet und als besondere

²⁹ R. WOLTERECK, Beobachtungen und Versuche zum Fragenkomplex der Artbildung I. Wie entsteht eine endemische Rasse oder Art? Biol. Centralbl. 51, 231-253. 1931.

Kategorie der geographisch und ökologisch bedingten Differenzierung gegenübergestellt. In der Tat scheinen ja auch derartige faunistische Verhältnisse nicht anders verständlich zu sein. Analysiert man aber einzelne Beispiele genauer, so wird es deutlich, daß doch auch andere Deutungsmöglichkeiten in Frage kommen.

Es ist dabei zunächst zu prüfen, ob die hohen Artzahlen der endemischen Gruppen tatsächlich zu Recht bestehen oder ob sie nicht etwa nur durch die ältere Auffassung über den Artbegriff bedingt sind, die ja auch heute bei ziemlich vielen Systematikern verbreitet ist. Betrachten wir einmal einen Fall aus der Schneckenfamilie der Achatinelliden. Die Untergattung *Achatinella* der Gattung *Achatinella* findet sich nur auf der Südsee-Insel Oahu³⁰, und zwar in einer Formenfülle, die zur Beschreibung von 53 »Arten« Anlaß bot. Mit zunehmender Kenntnis der Variabilität der einzelnen Formen und mit Rücksicht auf den Mangel anatomischer Differenzen wurde diese Zahl aber durch HARTMANN, BADWIN, SYKES u. a. allmählich immer mehr reduziert und PILSBRY erkannte 1912 schließlich nur noch 11 Arten an. Aber auch diese 11 »Arten« lassen sich nun meines Erachtens bei Anwendung des modernen Rassenkreisbegriffs nicht sämtlich aufrecht erhalten. Vergleicht man nämlich die geographische Verbreitung (PILSBRY, l. c. p. 276–277 u. 339–341), so zeigt es sich, daß — abgesehen von *lorata* — 7 Formen füreinander vikariieren (*cestus*, *vittata*, *turgida*, *decora*, *valida*, *mustelina*, *concovospira*). Die Differenzen dieser »Arten« sind nun aber sehr gering und im wesentlichen auch keine anderen, als sie sich bei individuellen und ökologischen Varianten finden: schlankere oder gedrücktere Form, Schalendicke, Masse, Färbung, Rechts- oder Linkswindung. Vor allem sind die Differenzen auch gar nicht konstant und es gibt eine ganze Anzahl völlig intermediärer Exemplare. Die 7 Formen sind also wohl als geographische Rassen eines Rassenkreises aufzufassen. Aber auch von den 3 restlichen Arten lassen sich 2 (*leucoraphe*, *swifftii*) nicht konstant von den übrigen 7 Formen unterscheiden. Daß sie nach PILSBRYs Angaben in einigen Tälern nebeneinander vorkommen (z. B. Ahonui, Kalaikoa), ist dabei noch kein sicherer Beweis, daß es sich um »gute Arten« handelt, denn es können ja individuelle oder ökologische Varianten sein. Übrigens betont PILSBRY auch in der Einleitung zu dieser Monographie, daß er gerade bei *Achatinella* von der modernen Rassenkreis- bzw. »Art«-Umgrenzung abgewichen ist (p. XXVI): »In the genus *Achatinella* it has been thought more practicable to recognise as 'species' a certain number of races which admittedly intergrade at their limits, then to make the species conception so broad, that no definite idea is conveyed«. So reduzieren sich also die 53 ursprünglichen »Arten« vielleicht auf 3, höchstens aber auf 5 Rassenkreise bzw. Arten. Für diese geringe Anzahl ist aber die Annahme einer schizotypischen Artsplitterung nicht gerechtfertigt, vor allem im Hinblick darauf, daß die Insel relativ groß ist und 2 verschiedene Gebirgszüge besitzt, die bereits Anlaß zu früheren geographischen Differenzierungen gegeben haben können.

Als 2. Beispiel möchte ich kurz die endemischen Galapagos-Vögel besprechen, weil daran deutlich wird, wie sich die palaeogeographischen Fragen entscheidend mit dem Artbildungsproblem verknüpfen. Ausschließlich im Galapagos-Archipel

³⁰ Vgl. H. A. PILSBRY, *Achatinellidae*. Man. Conch. 22, 428 pp., 63 pl. Philadelphia 1912–1914.

(nur eine Art auch auf der benachbarten Cocos-Insel) findet sich eine Gruppe von Finkenvögeln, die von H. S. SWARTH³¹ als besondere Familie, Geospizidae, bezeichnet wurde. Auch hier kann die Anzahl von 31 beschriebenen Arten und 6 Rassen auf 14 Rassenkreise bzw. Arten reduziert werden. Da es sich in diesem Falle um eine Anzahl von Inseln handelt, könnte man sich aber wohl denken, daß die geographische Differenzierung auf einigen Inseln allmählich zur Artbildung geführt hat und daß diese Arten dann je in einigen Individuen auf Nachbarinseln hinübergewandert bzw. durch Stürme gelegentlich dorthin verschlagen wurden. Eine solche Annahme wäre aber nur nötig, wenn man voraussetzt, daß die Geospizidae wirklich eine einheitliche Familie darstellen und daß sie sich erst auf den Galapagos-Inseln entwickelt haben. Beide Annahmen sind jedoch umstritten. Andere Ornithologen betrachten die Geospizidae nämlich nur als Fringilliden die in Amerika in zahllosen Arten vertreten sind, und das Genus *Certhidea* als Mnioiltiden. In diesem Falle würde es sich also nur um einen ganz normalen Bestand von Fringilliden-Formen handeln, deren einzelne Typen verschiedener kontinentaler Herkunft sein könnten. Andererseits besteht aber die Möglichkeit, mit SCHAREFF³² den Galapagos-Archipel als Rest eines sehr ausgedehnten Festlandgebietes anzusehen, auf dem die 14 Rassenkreise ganz »normal« durch geographische Differenzierung entstanden sein könnten. So ist also auch für die Herausbildung der endemischen Galapagosvögel eine schizotypische Artsplitterung wenig wahrscheinlich.

Wesentlich schwieriger sind die Verhältnisse in den großen alten Binnenseen zu beurteilen. Doch sind auch hier mancherlei Tatsachen zu beachten, die verschiedene Deutungen als möglich erscheinen lassen. Wählen wir etwa als besonders typischen Fall die Prosobranchier-Familie der Baicaliiden, die in 2 Gattungen und 33 Arten auf das Baical-Gebiet beschränkt sind³³. Auch hier ist zunächst eine geographische Differenzierung nicht ganz ausgeschlossen. Die Baical-Schnecken leben ja auch in den Zu- und Abflußgebieten, in der unteren Angara z. B. noch bei Irkutsk, wo sich Sonderformen herausbilden können. Dann ist der See selbst so groß, daß in einzelnen Teilgebieten desgleichen lokale Sonderformen entstehen konnten. (Wenn z. B. in der ebenfalls hier lebenden Schneckenfamilie der Benedictiidae 5 verschiedene Radula-Formen vorkommen, so scheint die Annahme einer lokalen Nahrungsanpassung nicht ausgeschlossen zu sein.) Dann ist auch die Geschichte des Sees nicht völlig geklärt, vor allem auch nicht die eventuelle Verlagerung von Zu- und Abflüssen, wodurch ebenfalls Anlaß zu geographischen Formdifferenzierungen bestanden haben könnte.

Stärker als diese Möglichkeiten ist meines Erachtens aber die Tatsache zu bewerten, daß wir es bei den Baicaliiden, und übrigens ziemlich allgemein bei den Endemismen der großen Seen mit sehr alten »primitiven« Typen zu tun haben. Das spricht doch dafür, daß es sich mehr oder minder um reliktdäre Elemente handelt, die in verschiedenen Epochen aus benachbarten Süßwassergebieten einwanderten, in denen sie heute verschwunden sind. Ein derartiger alter See wäre dann, wie es meines Wissens MICHAELSEN einmal bezeichnet hat, als eine Art

³¹ H. S. SWARTH, The avifauna of the Galapagos Islands. Ocas. Papers Californ. Acad. Sci. 18, 299 pp., 1 map, 1931.

³² R. F. SCHAREFF, Distribution and origin of life in America. 497 pp. London 1911.

³³ Vgl. W. LINDHOLM, Kritische Studien zur Molluskenfauna des Baikalsees. Trav. Comm. p. l'étude Lac Baikal 2, 139–186.1927.

»Naturmuseum« zu betrachten, in denen alte, an anderen Orten »überholte« Typen noch fortleben. Daß dabei die Elemente verschiedener Herkunft relativ ähnlich geworden sind, wäre dann im wesentlichen zurückzuführen auf konvergente Entwicklung, die ja ohnehin in weitem Umfange nachgewiesen wurde (weitgehende Ähnlichkeit mit marinen Formen). (Bewiesen werden könnten derartige Annahmen natürlich nur durch ganz detaillierte Untersuchungen der einzelnen Gruppen, wobei vor allem auch die ontogenetischen, paläontologischen und tiergeographischen Befunde von Bedeutung sind.)

Allgemein darf aber wohl gesagt werden, daß die formenreichen endemischen Gruppen nicht ohne weiteres zur Annahme einer schizotypischen Artsplitterung zwingen, daß vielmehr zumindest auch andere Denkmöglichkeiten bestehen. Diese Feststellung ist besonders deshalb von Bedeutung, weil WOLTERECK — der im übrigen auch die geographische Artdifferenzierung als den Haupttyp ansieht — aus dem Vorhandensein der »Artsplitterung« auf einen »inneren Zwang zur Vermannigfaltigung« (KARL GOEBELS »immanenten Entfaltungstrieb«) schließt³⁴.

Die Annahme einer Entwicklung neuer Arten neben den Ausgangsformen, die ja früher ziemlich allgemein als häufigster Artbildungstyp galt (Ausnahme hauptsächlich MORITZ WAGNER), kann aber noch durch verschiedene andere Tatsachen gestützt werden. Es war schon von DARWIN, WALLACE, ROMANES u. a. darauf hingewiesen worden, daß in manchen Fällen ein »Rassegefühl« vorhanden ist, welches dazu führt, daß ähnliche Varianten sich eher miteinander paaren als mit stärker abweichenden Varianten. Späterhin hat man planmäßig kopulierende Pärchen von Insekten, Fröschen usw. auf verschiedene Merkmale hin analysiert und das Bestehen einer solchen Homogamie quantitativ nachweisen können³⁵. Es wäre natürlich möglich, daß auf diese Weise allmählich manche Varianten immer schärfer herausdifferenziert werden und daß schließlich dabei auch neue Arten entstehen könnten. Nun handelt es sich dabei aber nicht etwa um ausschließliche Paarung bestimmter Varianten, sondern nur um durchschnittliche Bevor-

³⁴ Auch bei Entoparasiten wird von manchen Autoren eine entsprechende „immanente“ Fähigkeit zur Artzersplitterung angenommen. So folgert z. B. DUNKERLY (Proc. Zool. Soc. London 2, 267–270. 1929), aus der Tatsache, daß für nahverwandte Arten die Umweltsbedingungen gleich oder doch sehr ähnlich sind, eine Artbildung durch größere Mutationsschritte oder orthogenetische Vorgänge. Er übersieht aber dabei, daß Parasiten eines Wirtes sehr wohl in anderen Wirtstieren also räumlich getrennt durch biologische Rassenbildung entstanden sein können.

³⁵ Vgl. z. B. W. ALFATOV, Über die homogame und pangame Paarung im Tierreiche. Zool. Anz. 62, 329–331. 1925. — G. SPETT, Zur Frage der Homogamie und Pangamie bei Tieren, Untersuchungen an einigen Coleopteren. Biol. Centralbl. 49, 385–392. 1929. — R. R. WILLOUGHBY and C. H. M. POMERAT, Homogamy in the toad. Amer. Naturalist 66, 223–234. 1932.

zugungen. Dies genügt aber offenbar nicht zur Differenzierung von Arten, denn es fehlt hier ganz an Grenzfällen, d. h. an Entwicklungsstufen, die zwischen »noch Rasse« und »schon Art« vermitteln, wie diese ja gerade für die Annahme der Artbildung durch geographische Variation von so entscheidender Bedeutung sind. Daß Homogamie, allerdings nur eine vollkommene, dagegen bei sekundärer Begegnung geographisch differenzierter Formen von großer Bedeutung sein kann, wurde ja bereits erwähnt. (Das Ausbleiben einer Verbastardierung von *Parus m. major* und der *Parus m. minor*-Gruppe am Amur z. B. dürfte vielleicht auf ein solches Rassegefühl, und nicht auf eine Unfruchtbarkeit bei Kreuzung zurückzuführen sein.)

Die Entstehung neuer Arten durch Kreuzung braucht hier kaum diskutiert zu werden, denn offenbar beschränkt sich diese Möglichkeit auf die Pflanzenwelt, bei der die physiologische Differenz verwandter Arten nicht so groß ist wie bei den Tieren und bei denen auch der Homogamiefaktor ganz wegfällt. Wohl kennen wir heute eine ganze Reihe von Tierformen, die durch Bastardierung entstanden sind, aber es handelt sich dabei immer um geographische Rassen³⁶, die infolge von Arealverschiebungen aufeinanderstoßen und dabei Mischrassen erzeugen, die gewöhnlich eine größere Variabilität zeigen als die reinen Rassen (z. B. deutsche Schwanzmeisen), manchmal aber auch ziemlich homogen sind (z. B. mitteldeutsche Gimpel).

Bei der Besprechung der Artdifferenzierung wird ferner gewöhnlich darauf hingewiesen, daß auch eine Verschiebung der Fortpflanzungszeit bei einzelnen Varianten eine Isolation und damit eine Artbildung zur Folge haben könnte. Nun pflegt die Paarungszeit aber gewöhnlich eine ganze Anzahl von Tagen oder Wochen anzudauern. Es ist also kaum denkbar, daß eine derartige beginnende Differenzierung nicht stets wieder durch Panmixie verwischt wird, falls nicht gleichzeitig eine geographische oder ökologische Trennung einsetzt. Ein gutes Beispiel dafür sind die beiden deutschen grünen Wasserfrösche *Rana esculenta* und *R. ridibunda*. Diese einander sehr ähnlichen und nächstverwandten Arten werden offenbar nur dadurch von der Vermischung bewahrt, daß die Fortpflanzungszeit von *R. esculenta* im wesentlichen erst beginnt, wenn *R. ridibunda* bereits gelaicht hat (außerdem z. T.

³⁶ Vgl. z. B. W. MEISE, Rassenkreuzungen an den Arealgrenzen. Verh. D. Zool. Ges. 32, 96-105. 1928.

ökologische Trennung). Doch hat sich die Differenz höchstwahrscheinlich bereits während des Pleistocän entwickelt, als die beiden Formen noch nicht nebeneinander lebten³⁷. Eine entsprechende Differenz der Paarungszeit wird auch für Grasfrosch (*R. temporaria*) und Moorfrosch (*R. arvalis*) behauptet³⁸, trifft aber hier gar nicht oder jedenfalls nicht allenthalben zu. So konnte ich z. B. in den letzten März- und ersten Apriltagen dieses Jahres bei Berlin-Hermsdorf beobachten, daß beide Arten genau an den gleichen Tagen laichten und daß speziell auch das Ende der Fortpflanzungszeit, kenntlich am Zerstreuen der Individuen, zusammenfiel. Wenn Moor- und Grasfrosch sich nicht miteinander verbastardieren, so liegt dies wohl an den großen äußeren Unterschieden beider Formen, die sich eben selbst als gute »Arten« betrachten³⁹.

Viel wesentlicher für die Annahme einer nichtgeographischen Artbildung sind nun aber alle die Änderungen der Lebensweise, die ebenfalls durch räumliche Isolation zur Bildung ökologischer (»biologischer«) Rassen führen. Hierher gehören all die Fälle von Gewöhnung einzelner Individuengruppen und ihrer Nachkommenschaft an bestimmte Futterpflanzen (besonders von Insekten bekannt), an bestimmte Wirtspflanzen und Wirtstiere (bei Ekto- und Entoparasiten der verschiedensten Tiergruppen⁴⁰), aber auch an Sonderbiotope von etwas größerer Ausdehnung (ökologische Wald-, Wiesen-, Sumpf-, Berg-, Trocken-, Feuchtigkeits-, Schatten-, Sonnenformen usw.⁴¹). Solche ökologischen Rassen sind räumlich mehr oder minder scharf von ihren Ausgangsformen getrennt und es besteht damit durchaus die Möglichkeit einer Weiterdifferenzierung zur Art hin. Und es ist auch bezeichnend, daß wir hier nicht selten Grenzfälle vor uns haben, bei denen es strittig ist, ob man

³⁷ Vgl. R. MERTENS, Senckenbergiana 10, 87–88. 1928.

³⁸ Z. B. bei L. PLATE, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., S. 528 (Fußnote). Leipzig und Berlin 1913.

³⁹ Der Moorfrosch ist erheblich kleiner und langbeiniger, Kopf- und Nackenpartie sind viel konischer, die Bauchseite ist völlig weiß und vor allem ist ein auffälliges himmelblaues Hochzeitskleid vorhanden.

⁴⁰ Vgl. z. B. W. H. THORPE, Biological races in insects and allied groups. Biol. Rev. Cambridge 5, 177–212. 1930. — W. PETERSEN, Über beginnende Artdivergenz (*Hadena adusta*). Arch. f. Rass. u. Ges. biol. 2, 641–662. 1905. — G. STEINER, The Problem of host selection and host specialisation of certain plant-infesting Nemas.... Phytopathology 15, 499–534. 1925. — A. C. KINSEY, The gall-wasp genus *Cynips*, a study in the origin of species. Indiana Univ. Studies. 16, Nr. 84–86. 577 pp. 1929. — A. NALEPA, Die Systematik der Eriophyiden, ihre Aufgabe und Arbeitsmethode. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1917, 12–38 usw.

⁴¹ Vgl. B. RENSCH, Über den Unterschied zwischen geographischer und individueller Variabilität und die Abgrenzung von der ökologischen Variabilität. Arch. f. Naturgesch., N. F. 1, 95–113. 1932. — B. RENSCH, Zum Problem des Brutparasitismus bei Vögeln. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1925, 55–59.

die betreffenden Formen »noch« als ökologische Rassen oder »schon« als Arten auffassen soll (die biologische Begründung des Speciesbegriffes bei KINSEY (l. c.) und NALEPA (l. c.) beleuchtet dies Dilemma vielleicht am besten).

Andererseits wird die evolutionistische Bedeutung der ökologischen Rassen aber auch durch verschiedene Tatsachen eingeschränkt. Die Erbllichkeit der entsprechenden Merkmale wurde bisher nur erst in vereinzelt Fällen nachgewiesen oder wahrscheinlich gemacht. Es besteht somit die Möglichkeit, daß es sich in vielen Fällen lediglich um Ernährungs- oder Standortsmifikationen handelt. Eine derartige Annahme wird noch bestärkt durch die Wandelbarkeit derjenigen physiologischen bzw. psychischen Charaktere, welche das Bestehen der Rassen zur Voraussetzung haben. So ist z. B. von dem Rüben nematoden *Heterodera schachtii* bekannt, daß die verschiedenen Stämme, die für Rüben, Getreide, Kartoffeln usw. spezialisiert sind, allmählich umgewöhnt werden können, wenn mehreren Generationen hindurch ausschließlich eine bestimmte Futterpflanze geboten wird (vgl. z. B. STEINER, l. c.). Ähnliche Beispiele sind auch von anderen Pflanzennematoden, von tierischen Parasiten und von Insekten bekannt (am weitgehendsten bei Bakterien, bei denen die enorme Wandelbarkeit der physiologischen Eigenschaften die Anwendung von Artbegriffen z. T. unmöglich macht). Da nun die Biotope in der Natur meist so bunt durcheinandergewürfelt sind, daß stets die Möglichkeit eines gelegentlichen Überganges auf einen anderen Spezialbiotop (Futterpflanze, Wirtspflanze, Wirtstier, Landschaftstyp) gegeben ist, so wird infolgedessen eine ökologische Rassenbildung sehr oft wieder aufgehoben werden, und zwar besonders dann, wenn nicht inzwischen schon noch andere Merkmale (vor allem auch morphologische) zu weiterer Differenzierung geführt hatten.

Allgemein können wir also sagen, daß die Möglichkeit einer Artbildung auf dem Wege über ökologische Rassenbildung durchaus gegeben ist, daß aber naturgemäß nur einige Tiergruppen dafür in Frage kommen und daß auch bei diesen der Fortdifferenzierung ökologischer Rassen vielfache Hindernisse entgegenstehen. Es ist bezeichnend, daß KINSEY für die Artbildung bei den Gallwespen der Gattung *Cynips*, die in weitestem Maße zu ökologischer Rassenbildung neigen, besonders die geographische Isolierung als wesentlich hervorhebt. Für die Evolution im ganzen dürfte also wohl der Anteil der nichtgeographischen Artbildung nicht sehr hoch veranschlagt werden.

4. Verursachung der geographischen Variabilität.

Für das speziellere Studium der geographischen Variation, vor allem für die Frage der Abhängigkeit von verschiedenen inneren und äußeren Faktoren sind z. T. Untersuchungen nötig, die außerhalb der systematischen Forschung (im geläufigen Sinne) liegen. Die genetischen Analysen einzelner Rassenkreise wurden daher im allgemeinen auch ganz unabhängig von den systematischen Befunden durchgeführt, ja mehrfach wurde sogar ausdrücklich auf die Belanglosigkeit der systematischen Rassengliederung für das Problem der Rassenbildung hingewiesen. Da der genetische Untersuchungsgang im allgemeinen auf sehr exakten Methoden beruht, und einen tiefen Einblick in den Mechanismus der Merkmalsbeziehungen gestattet, wurden naturgemäß auch die Ansichten der Vererbungsforscher über das Zustandekommen geographischer Variabilität als die jeweils zutreffendsten ziemlich allgemein angenommen. Es kommt damit aber eine etwas einseitige Vorstellung zustande. Es vermag nämlich auch die Systematik eine ganze Fülle von Tatsachenmaterial zu liefern, das für das Problem der Rassenbildung von Bedeutung ist und das auch andere Auffassungen möglich erscheinen läßt oder doch die Erklärungsmöglichkeiten der Genetiker zumindest in mancher Beziehung einschränkt.

A. Die Bedeutung singularer Mutanten.

Als z. Zt. vorherrschende Meinung der Genetiker über die Bildung geographischer Rassen darf man wohl folgende Hypothesen bezeichnen⁴². Die Ausbreitung einer Form in ein Gebiet mit veränderten Umweltfaktoren oder die zeitliche Veränderung der Umweltfaktoren in einem Gebiete führt zur Selektion bestimmter Mutanten oder Genkombinationen (natürlich nicht in jedem Falle). Dementsprechend ist eine Einwanderung in ein neues Gebiet im allgemeinen auch davon abhängig, daß bereits Mutanten vorhanden sind, die sich den neuen Milieufaktoren gegenüber als günstig erweisen (CUÉNOT: Praeadaptation). Die geographische Isolation — die übrigens nicht nur durch eine Verbreitungslücke, sondern auch bei kontinuierlicher Rassenkette schon durch stärkere Ortstreue bedingt sein kann — führt dann ferner zu einer Häufung kleiner Mutanten (»Schrittmutanten«) ohne spezielleren Anpassungs-

⁴² Man vergleiche etwa E. BAURS »Untersuchungen über Wesen, Entstehung und Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum*«. Bibl. Genet. 1924, oder R. GOLDSCHMIDTS jüngste Darstellung in Arch. f. Entwicklungsmech. 126, 310–311. 1932.

charakter, die in den einzelnen Gebieten ganz verschieden sein können. Eine Verstärkung der rassenscheidenden Merkmale ist dann eventuell noch durch Homogamie (»sexuelle Zuchtwahl«) oder ein gerichtetes Mutieren möglich. Die Rassenbildung würde also danach prinzipiell ihren Anfang mit Singularmutanten nehmen können, würde mithin im Rahmen unserer bisherigen genetischen Vorstellungen »erklärbar« sein.

Prüfen wir nun einmal vom Standpunkte des Systematikers, ob und inwieweit die Zusammensetzung geographischer Rassen diesen Vorstellungen entspricht. Die klarsten Fälle finden sich wohl bei Vögeln. Hier konnte E. STRESEMANN verschiedene Beispiele zusammentragen⁴³, bei denen die Entstehung geographischer Rassen durch Singularmutation und nachfolgende Ausbreitung des betreffenden Merkmals in bestimmten Gebieten anzunehmen ist. Der Zuckervogel *Coereba saccharina* z. B. besitzt in einem Teil seines Verbreitungsgebietes, auf den Antillen-Inseln St. Vincent und Grenada, eine melanistische Mutante, die sich in den letzten Jahrzehnten so vermehrt hat, daß heute auf St. Vincent kaum noch ein normal gefärbter Vogel zu finden ist. Ein ähnliches Durchschlagen einer Mutante läßt auch der neuseeländische Fliegenschnäpper *Rhipidura flabellifera* erkennen. Hier existiert ebenfalls eine melanistische Mutante, die ursprünglich nur von der Südinsel bekannt war, die aber seit 1864 auch auf der Nordinsel beobachtet wird und hier an Zahl rasch zunimmt und sich auch bereits bis zum Nordzipfel hin ausgebreitet hat. Andere Fälle, bei denen Veränderungen im Laufe der letzten Jahrzehnte nicht bekannt sind, sind offenbar entsprechend zu deuten. So hat die melanistische Mutante des Webefinken *Coliuspasser ardens* in großen Teilen von West- und Zentralafrika die Normalform völlig verdrängt. In Australien gibt es unter der normal pigmentierten Habichtsrasse *Accipiter n. novae-hollandiae* auch weiße Mutanten — in Tasmanien findet sich bereits ausschließlich die weiße Form. Von dem Reiher *Demiegretta sacra* gibt es auf Neuseeland nur die graue Normalform, im übrigen Verbreitungsgebiete (Südostasien bis Neukaledonien und Australien) auch einen bestimmten Prozentsatz weißer Mutanten. —

Ähnliche Beispiele des lokalen Vorherrschens einzelner Mutanten, die zur Entstehung mehr oder minder deutlicher lokaler Rassen geführt hat, liefern manche Käfergruppen, und zwar vor

⁴³ E. STRESEMANN, Übersicht über die »Mutationsstudien« I–XXIV und ihre wichtigsten Ergebnisse. Journ. f. Ornithol. 74, 377–385, Taf. IV–VIII. 1926.

allein die Coccinelliden. So konnte z. B. DOBZHANSKY⁴⁴ bei der ostasiatischen *Harmonia axyridis* feststellen, daß in Japan die *conspicua*-Variante überwiegt (61,5% der Individuen), daß die ostsibirischen Küstenformen durch große Variabilität ausgezeichnet sind (7 Varianten, von denen 2 — *frigida* — und 19 — *signata* — in einem Drittel der Fälle vorliegen) und daß die westliche Kontinentalform (bei Tomsk) nur aus der *axyridis*-Variante (100%) besteht. Nun liegt aber bei diesen Farbvarianten der Verdacht nahe, daß es sich auch um eine nicht singularmutative Verursachung handeln könnte, sondern um eine von den Außenfaktoren induzierte, simultane Rassenbildung, denn die einzelnen Varianten stellen ja zunehmende Verdunkelungsstufen dar, die nur wegen des vorhandenen (bei helleren Formen kryptomeren) Flügelmusters nicht so sukzessive in Erscheinung treten können, wie bei einheitlich gefärbten Elythren (man vergleiche die Abb. 1 und 2, S. 405, bei DOBZHANSKY!). Solange also eine genetische Analyse der *Harmonia-axyridis*-Formen noch aussteht, kann dieses Beispiel nicht als sicherer Nachweis einer geographischen Rassenbildung durch Singularmutanten angesehen werden — ganz abgesehen davon, daß es sich ja überhaupt noch nicht um einheitliche geographische Rassen handelt.

Auch manche Sonderformen von kleinen Inseln sind mit nicht geringer Wahrscheinlichkeit auf Singularmutanten zurückzuführen, vor allem dann, wenn es sich um Ausprägung exzessiver und für das Bestehen der Form unwesentlicher Merkmale handelt, die bei den kontinentalen Formen der gleichen Gattung nicht zu finden sind. So haben z. B. die Clausiliiden (Schließmundschnecken) der Gattung *Papillifera*, die in einer großen Anzahl von Arten und geographischen Rassen über viele Mittelmeerländer verbreitet sind, immer eine typisch schlank turmförmige Schale. Nur auf der kleinen Insel Gozzo (etwa 10 × 20 km groß) bei Malta findet sich eine ganz aberrante Art mit gedrungener eiförmiger Schale. Entsprechend lebt auf der winzigen istrischen Feslinsele La Figarola Grande je eine melanistische Rasse der Schnecken *Helix cincta* und *Archelix vermiculata*, wie sie aus dem weiten Verbreitungsgebiete beider Arten (ein großer Teil des Mittelmeergebietes) sonst nicht bekannt sind⁴⁵.

Allerdings sind die Fälle von Inselmelanismus, die sich ja auch bei verschiedenen Eidechsenrassenkreisen und bei Vögeln finden

⁴⁴ DOBZHANSKY, Die geographische und die individuelle Variabilität von *Harmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen. Biol. Centralbl. 49. 1924.

⁴⁵ Vgl. B. RENSCH, Inselmelanismus bei Mollusken. Zool. Anz. 78, 1-4. 1928.

(auf den Riu-Kiu-Inseln z. B. *Parus major nigriloris*, *Dryobates leucotos owstoni* u. a.), hinsichtlich ihrer Verursachung bereits umstritten. Es ist dabei nämlich zu bedenken, daß eine Zunahme des Melanins ja durch die verschiedensten Einflüsse zustande kommen kann, d. h. nicht nur durch Vermehrung melanotischer Singularmutanten, sondern auch — zunächst rein modifikatorisch, eventuell aber auch im Sinne induzierter genotypischer Änderung der gesamten Population (s. u.) — durch die auf kleinen Inseln erhöhte Luftfeuchtigkeit, stärkere Besonnung, stärkere Erwärmung oder veränderte Ernährung⁴⁶.

Von nicht melanotischen Inselformen seien vor allem die zahlreichen Rassen der Eidechse *Ablepharus boutonii* genannt. R. MERTENS, der diesen Rassenkreis sorgfältig studierte⁴⁷, gewann dabei ebenfalls die Überzeugung, daß in der Isolation der verschiedenen Genkombinationen und neu auftretenden Mutanten das wesentlichste Moment der Rassendifferenzierung zusehensei. Von Interesse ist dabei die Rasse *egeriae* von Christmas-Island, die durch das stete Vorhandensein eines Interparietalschildes ausgezeichnet ist, das bei anderen Rassen nur gelegentlich auftritt (doch ist dies nicht das einzige Rassenmerkmal von *egeriae*).

Mit solchen Einzelbeispielen ist aber die Liste der Fälle bald erschöpft, die mit einiger Wahrscheinlichkeit unmittelbar »aus den Merkmalen heraus« eine geographische Rassenbildung durch Singularmutation erschließen lassen. Es ist dabei zu beachten, daß es sich bei den Vogel- und Coccinellen-Mutanten noch gar nicht einmal um klar ausgeprägte Rassen handelt, sondern um Fälle, die als »beginnende Rassendifferenzierung« angesprochen werden können, und daß dabei vor allem gewöhnlich auch nur ein Merkmal differiert, während doch geographische Rassen normalerweise durch eine große Anzahl von Merkmalen unterschieden sind.

Es liegt natürlich nahe, alle »sprunghaft variablen« Merkmale prinzipiell auf entsprechende Singular-Mutanten zurückzuführen. Man sollte dabei aber — wie ich dies schon bei den Coccinelliden erwähnte — stets bedenken, daß bei Vorhandensein eines kryptomeren Musters eine »allmähliche« Merkmalsänderung gar nicht möglich ist. Eine Musterung ist dabei auch im weitesten Sinne zu verstehen, d. h. es sind auch anatomische Konstruktionen

⁴⁶ Vgl. besonders M. EISENTRAUT, Die Variation der balearischen Inseleidechse *Lacerta vilfordi* Gthr. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1929, 24–36.

⁴⁷ R. MERTENS, *Ablepharus boutonii* (Desjardin) und seine geographische Variation. Zool. Jahrb. Syst. 61, 63–210, Taf. II–IV. 1931.

einzu beziehen, also etwa im Sinne von O. VOGTS »Eunomieen«. Auch die exzessiven Organe erwecken ja den Anschein, daß sie stets richtungsloser Singular-Mutation ihre Entstehung verdanken müßten. Doch besteht auch hier vielfach die Möglichkeit, daß solche Organe durch Kompensationsverhältnissen der Körpersubstanz zustande kommen (z. B. Gleichgewichtskompensationen), so daß sie also auch anderweitig (s. u.) verursacht sein könnten. Jedenfalls kann offenbar ein Schluß aus dem Charakter des Merkmals auf seine singularmutative Entstehung nicht gezogen werden, solange nicht noch andere Umstände dafür sprechen, wie dies bei den zuerst erwähnten Beispielen der Fall war.

Nun ist es aber auch ziemlich generell zu beobachten, daß in einzelnen Populationen einer Tierform jeweils besondere Varianten vorherrschen, und man könnte annehmen, daß es sich hier ganz allgemein um eine »beginnende geographische Rassenbildung« handelt. Ein genaueres Studium zeigt indes, daß diese Annahme gewöhnlich nicht gerechtfertigt ist. Um dies zu verdeutlichen, hatte ich schon einmal⁴⁸ Analysen der Bändervarianten unserer Gartenschnecke (*Cepaea hortensis*) zusammengestellt. Ich möchte diese Tabelle 1 hier noch einmal einfügen und dabei zugleich noch einige weitere Populationen anschließen, so daß nun insgesamt 4155 Individuen zugrunde liegen.

Bei flüchtiger Durchsicht der Prozentzahlen hat man zunächst den Eindruck, daß tatsächlich jede Population ihren Sondercharakter hat: Von Kahlenberg und Siegenfeld bei Wien liegt fast nur die unbänderte gelbe Variante vor, von Hyčice Böhmen und Kuhlake bei Spandau sind dagegen fast nur fünfbänderige Schalen bekannt, die Eisenacher Population enthält fast nur unbänderte und dreibänderige Schalen usw. Ein genauerer Vergleich zeigt dann aber, daß doch manche Populationen auch sehr ähnlich in ihrer Zusammensetzung sind, und zwar handelt es sich dabei zum Teil um weit voneinander entfernte Fundorte: Die genannten Populationen von Hyčice in Böhmen und Kuhlake bei Berlin stimmen fast völlig überein, und Pfiffelbach in Thüringen und Rohrerhütte im Wienerwald besitzen die gleichen Varianten in einem ähnlichen Mengenverhältnis. Eine solche Wiederholung ähnlicher Populationen würde sich natürlich bei Vergleich weiterer Fundorte noch mehr häufen. Bei geographischen Rassen ist das Bild aber ein ganz anderes: jede Rasse zeigt neue Abweichungen, und eine mehrfache Wiederholung charakteristischer Merkmale bei einander ferner stehenden Rassen ist im allgemeinen nicht zu beobachten.

Andererseits sind nun auch unmittelbar benachbarte kleine Populationen oftmals schon nicht weniger verschieden als weit voneinander entfernte. So verteilen sich z. B. die Populationen Kuhhorst 1-4 auf ein unverhältnismäßig kleines Gebiet am Gute Kuhhorst (Eubrich, nördlich Berlin). Die Schnecken fanden sich hier an schmalen Gebüsch- und Baumstreifen längs der Wege. Die Sammel-

⁴⁸ B. RENSCH, Arch. f. Naturgesch., N. F. 1, 100-101. 1932.

Tabelle 1.

(Vorhandensein eines Bandes durch eine Zahl, Fehlen durch eine 0 markiert; Bänder von oben nach unten gezählt; ein Teil der Angaben nach SCHILDER 1925.)

Fundort	Stek.- zahl	Häufigkeit der Varianten in Proz.							
		gelb	rötl.	gelb	gelb	gelb	gelb	gelb	—
		00000	00000	00305	10305	10345	12045	10045	12345
Warnicken (Ostpreuß.).	65	32,3	—	—	—	—	—	—	67,7
Saßnitz (Rügen) . . .	82	32,9	—	—	26,5	1,2	—	—	40,3
Stubbenkammer (Rüg.)	238	36,2	—	0,4	23,5	1,7	0,4	—	37,8
Warnemünde	76	77,7	—	—	—	—	—	—	22,3
Ratzeburg	74	70,3	14,9	2,7	5,4	—	—	—	6,7
Berlin-Buch	73	10,9	—	—	—	—	1,4	—	87,7
Fauler Ort bei Angerm.	146	48,6	—	—	—	—	—	—	51,4 ⁴⁹
Kuhlake bei Spandau .	93	—	—	—	—	1,1	—	—	98,9
Kuhhorst nördl. Berlin 1	102	72,5	—	—	—	1,1	—	—	26,4 ⁵⁰
Kuhhorst nördl. Berlin 2	150	65,3	—	—	—	0,7	—	—	34,0 ⁵¹
Kuhhorst nördl. Berlin 3	53	45,3	—	—	—	1,9	—	—	52,8
Kuhhorst nördl. Berlin 4	57	45,6	—	—	—	19,3	—	7,0	28,1
Pfiffelbach bei Weimar	73	52,0	5,5	—	—	—	—	—	42,5
Eisenach	55	58,2	—	—	38,2	1,8	—	—	1,8
Stuttgart	67	65,7	—	—	—	—	4,5	—	32,8
Doksy (Böhmen) . . .	1069	0,1	22,2	—	—	—	0,5	—	77,2
Hyčice (Böhmen) . . .	204	—	—	—	—	2,9	—	—	97,1
Siegenfeld bei Wien . .	87	97,9	1,1	—	—	—	—	—	1,1
Rohrerhütte (Wien.W.)	54	77,8	1,9	—	—	—	—	—	20,3
Kahlenberg bei Wien .	798	98,6	—	—	—	0,3	—	—	1,1
Stammersdorf bei Wien	539	93,7	—	—	—	0,4	0,6	—	5,3

areale sind dabei nur jeweils 50 bis einige hundert Meter voneinander entfernt. Und doch hat jede Population trotz des jeweils ganz ähnlichen Milieus einen vollständig anderen Charakter. Bei Population Nr. 1 überwiegen weitaus die gelben Varianten, bei Population 3 die fünfbänderigen und es sind dabei die Bänder 1, 2 und 3 sowie 4 und 5 meist miteinander verschmolzen, bei Population 4 schließlich tritt ein relativ hoher Prozentsatz vierbänderiger und sogar dreibänderiger Varianten auf. Ein späteres Zusammenfließen so heterogener kleiner Einzelpopulationen zu geographischen Rassen erscheint ganz unmöglich.

Daß eine solche verschiedene Verteilung der Varianten nicht zur Bildung von Rassen oder Arten führt, läßt sich in diesem Falle auch schon durch Vergleich der nächstverwandten Species zeigen. *Cepaea nemoralis* hat nämlich ganz entsprechende Bänder- und Grundfarbenvarianten (sogar noch einige Kombinationen mehr), unterscheidet sich aber durch dunklen Mundsaum, sowie durch anatomische Charaktere. Und die andere nächstverwandte Art, die westalpine *C. sylvatica* ist wiederum durch unterbrochene und verschwommene Bänderung charakterisiert. Die Artbildung ist also andere Wege gegangen, als man aus der Bändervariabilität vermuten könnte.

Da ein solches regelloses Vorherrschen bestimmter Varianten in einzelnen Populationen nun offenbar eine ziemlich generelle Erscheinung ist, so dürfen wir wohl

⁴⁹ In 4,1% der Fälle sind die Bänder rötlich-hyalin.

⁵⁰ Bänder bei 1 Schale hyalin.

⁵¹ Bänder bei 3 Schalen hyalin.

verallgemeinern, daß eine Entstehung geographischer Rassen auf diesem Wege nicht die Regel ist, mindestens dann nicht, wenn es sich nicht um Genkombinationen mit Selektionswert handelt.

Sobald jedoch Charaktere in Frage kommen, die in stärkerem Maße der Selektion unterliegen, könnte natürlich auch eine einheitliche Population durch Singularmutation verursacht sein, da ja dann die Buntheit des Populationsbildes durch die Selektion auf eine gewisse Gleichförmigkeit reduziert sein könnte. Es müßte dann aber dieser Vorgang der Rassenbildung doch auch allenthalben in statu nascendi zu sehen sein, d. h. junge Rassen müßten wenigstens noch relativ uneinheitlich sein. Daß dies gelegentlich der Fall ist, sahen wir ja bei den Vogelmutanten und bei den Coccinelliden-Rassen. Um eine generelle Erscheinung handelt es sich dabei aber offenbar nicht, denn zumeist betrifft eine stärkere individuelle Variabilität gerade solche Merkmale, die nicht Charakteristica der betreffenden geographischen Rassen sind.

Wir müssen also feststellen, daß die systematische Forschung nur in relativ wenigen Fällen unmittelbar eindeutiges Material zur Stützung einer Hypothese zu liefern vermag, die eine Bildung geographischer Rassen lediglich auf der Grundlage singularer richtungsloser Mutanten voraussetzt.

B. Die Beziehungen geographischer Rassen zu den Umweltsfaktoren.

Wenn die systematischen Befunde nur in manchen Fällen die geläufige Auffassung einer Neubildung von Formen durch Singularmutanten unmittelbar zu stützen vermag, so existiert eine um so größere Fülle von Tatsachen, die eine andere Deutung wahrscheinlicher erscheinen läßt. Bei den meisten geographischen Rassenkreisen ist die Verteilung der Merkmale, welche die einzelnen Rassen charakterisieren, nicht etwa eine beliebige, sondern es lassen sich ganz bestimmte Beziehungen zu besonderen Milieufaktoren erkennen, so daß daraus eine von »außen« her stattfindende Richtungsgebung bei der Rassenbildung gefolgert werden kann. Vergleichen wir dazu zunächst erst einige Tatsachen der Rassenbildung im allgemeinen.

I. Wir sind heute schon für verschiedene Teile der Erdoberfläche über die jüngste geologische Vergangenheit soweit orientiert, daß wir auch Rückschlüsse auf die Entwicklungsgeschichte der dort lebenden geographischen Rassen machen können. Ganz be-

sonders gilt dies für die pleistocäne und vor allem für die postglaziale Geschichte Europas. Es gibt in Europa eine ganze Anzahl von Formenpaaren, die aus einer östlichen und einer westlichen Komponente bestehen. Vielfach handelt es sich dabei um geographische Rassen, die dann in Mitteleuropa ein mehr oder minder breites Mischgebiet aufweisen (*Corvus cornix*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Aegithalos caudatus* u. a.), in verschiedenen Fällen aber auch um noch relativ wenig differenzierte »junge« Arten, die dann in Mitteleuropa nebeneinander vorkommen (*Certhia familiaris* und *C. brachydactyla*, *Luscinia luscinia* und *L. megarhynchos*, *Bombina bombina* und *B. variegata*, *Clausilia dubia* und *Cl. bidentata* usw.). Diese relativ jungen Differenzierungen sind offenbar ganz parallel den geologisch-klimatischen Änderungen entstanden. Durch das Vordringen des Binneneises und die Vergrößerung der alpinen Gletscher wurden die präglazial in Mitteleuropa lebenden Tierarten zum Teil derart weit nach Westen und nach Südwesten verdrängt, daß das Verbreitungsgebiet in Mitteleuropa unterbrochen wurde. Unter dem Einflusse der klimatischen Differenzen — im Westen ozeanisch, im Osten kontinental — und der Isolation entstanden dabei die Differenzen, die sich bei der postglazialen Rückwanderung in das mitteleuropäische Gebiet z. T. als rassenscheidend, z. T. aber auch bereits als artscheidend erwiesen. Ganz entsprechend sind die Rassen zu deuten, die heute in Gebieten leben, die erst postglazial wieder besiedlungsfähig wurden, also all die skandinavisch-nordrussischen und die meisten alpinen Rassen: auch diese verdanken den geologisch-klimatischen Veränderungen ihre Entstehung.

Es ist dabei von großer Bedeutung, daß das Tempo der Rassen- und Artbildung durchaus verschieden sein kann. Auf den z. T. erst in jüngster Zeit abgetrennten Felsinselchen der dalmatinischen Küste und der Balearen leben Eidechsenrassen, die in verschiedenen augenfälligen Merkmalen (Färbung, Zeichnung, Größe, Schlankheit, Beschilderung und Beschuppung, Temperament) nicht weniger scharf, ja z. T. noch schärfer differenziert sind als kontinentale Rassen, die sich vor viel längerer Zeit herausbildeten. Auch sprechen die von WOLTERECK durch Verpflanzung dänischer Cladoceren-Rassen in italienische Gewässer erzeugten erblichen Rassenumwandlungen⁵² durchaus für die Möglichkeit einer relativ schnellen Differenzierung. Es ist also offenbar nicht

⁵² WOLTERECK, Intern. Rev. Hydrobiol. 19, 172–203. 1928.

nur die Dauer der geographischen Isolation von Bedeutung, sondern auch das Tempo, in dem sich die Außenbedingungen wandeln.

Daß nicht das lediglich aus »inneren« Ursachen erfolgende richtungslose Aufspringen von Singularmutanten der entscheidende Impuls zur Fortentwicklung ist, sondern eben die Wirksamkeit der Außenfaktoren, wird auch bei Berücksichtigung der Generationszahl deutlich. Man müßte doch vom Standpunkte der Genetik aus annehmen, daß eine Form mit schneller Generationsfolge eine entsprechend schnellere Evolution zeigt als eine solche mit langsamerer Generationsfolge. Es sind aber meines Wissens keine Anzeichen dafür vorhanden, daß dem so ist. Die Säugetiere haben trotz einer relativ geringen Generationenzahl eine Entwicklung durchgemacht, die gewiß nicht hinter der anderer Gruppen zurücksteht. Und der Mensch hat sich während und nach dem Pleistocän nicht weniger intensiv fortentwickelt als etwa Vogelarten, obwohl doch die Zahl der Generationen bei den Vögeln eine etwa 20mal größere ist als beim Menschen.

Der starke Einfluß der Milieuveränderungen auf die Evolution ist aber nun nicht etwa so zu verstehen, daß die Sondermerkmale der geographischen Rassen jederzeit in unmittelbarer Beziehung zu den derzeitig herrschenden Außenbedingungen ständen. Wenn dies auch in einem oft sehr hohen Prozentsatz der Fälle zutrifft⁵³, so gibt es doch auch ziemlich viele Beispiele, bei denen die Rassencharakteristika den Bedingungen der jüngeren geologischen Vergangenheit entsprechen⁵⁴. Wenn z. B. die ostdeutschen Schwanzmeisen weißköpfig sind, die west- und mitteldeutschen aber einen dunklen Superciliarstreifen besitzen, so ist das nicht etwa ein Anzeichen für besonders starke Milieuunterschiede der Gegenwart (denn seit der postglazialen Durchmischung leben ja auch brauenstreifige Formen im Grenzgebiet der weißköpfigen Rasse und umgekehrt), sondern für die viel intensiveren Klimadifferenzen, welche auf die während der Eiszeit nach Südosten und nach Westen abgedrängten Rassen einwirkten. Entsprechend wird dieses historische Moment auch durch den verschiedenen Differenzierungsgrad vieler Vögel des gleichen Gebietes verdeutlicht. Manche

⁵³ Man vergleiche etwa die weiter unten mitgeteilten Prozentzahlen für die Gültigkeit der biologischen Regeln.

⁵⁴ M. A. C. HINTONS gegenteilige Ansicht (*Eugenics Rev.* 19, 109-113. 1927) ist wohl darauf zurückzuführen, daß die Nagetiere, mit denen dieser Forscher sich speziell beschäftigt, besonders leicht auf Umweltfaktoren reagieren (Melaninnancen, Größe, Proportionen usw.).

Formen der Kleinen Sunda-Inseln z. B., die erst in jüngerer Zeit von Java her einwanderten, haben noch keine Sonderrassen ausgebildet (*Streptopelia chinensis tigrina*, *Alcedo meninting meninting*, *Pycnonotus goivier analis*, *Cinnyris jugularis ornata* usw.), andere Formen, deren weiter ostwärts vorgeschobene Verbreitung (oder sonstige Rassengeschichte) eine ältere Einwanderung erschließen läßt, sind hier dagegen in ausgeprägten geographischen Rassen vorhanden (*Geopelia striata maugea*, *Alcedo atthis floresiana*, *Anthus novaeseelandiae albidus*, *Gerygone sulphurea sulphurea* usw.).

II. Die Wirksamkeit der Milieufaktoren für die Rassen- und Artbildung wird aber auch dann deutlich, wenn nicht der Biotop sich ändert, sondern wenn umgekehrt eine Tierform durch größere Beweglichkeit die Einflüsse der Sonderbiotope vermindert. Es dürfte allgemein bekannt sein, daß z. B. die mehr oder minder flugunfähigen großen Laufkäfer der Gattung *Carabus* gewöhnlich in zahlreiche stark spezialisierte geographische Rassen zerspalten sind, während die gut fliegenden Angehörigen der Gattung *Calosoma* nur sehr wenig oder gar nicht geographisch variieren. So setzt sich der über den größten Teil von Europa verbreitete *Carabus monilis* aus 9 ehemaligen Arten und etwa 20 weiteren geographischen Rassen zusammen, die durch starke Skulptur-, Größen- und Färbungsunterschiede, aber auch durch erhebliche Differenzen im Kopulationsapparat charakterisiert sind. Der flugfähige *Calosoma inquisitor* läßt dagegen in seinem nicht geringeren europäischen Verbreitungsgebiete keinerlei geographische Rassen erkennen (vgl. Abb. 1).

Daß dabei die spezielle Organisation der Tiere keinen Einfluß hat, sondern nur die größere Beweglichkeit entscheidend ist, lehrt ein Vergleich fliegender Säugetiere mit verwandten nichtfliegenden Formen ähnlicher Größe. Ich stellte dazu nach MILLERS Übersichten über die Säuger Westeuropas und Nordamerikas (l. c.) die Rassen-, Rassenkreis- und Artenzahlen für die Chiropteren und die Insectivoren einander gegenüber (Tab. 2).

Tabelle 2.

Ordnung	Anzahl der Rassen- kreise	Anzahl der Rassen	Durch- schnittl. Rassen- zahl pro Rassen- kreis	Anzahl der Arten	Prozent- zahl der Arten unter den beschrieb. Formen
<i>Chiroptera</i> von Europa .	2	5	2,5	28	84,8%
<i>Chiroptera</i> von Nordamerika	38	98	2,6	161	62,2%
<i>Insectivora</i> von Europa .	9	29	3,2	15	34,1%
<i>Insectivora</i> von Nordamerika	23	82	3,6	67	45,0%

Es geht aus dieser Tabelle ganz eindeutig hervor, daß die fliegenden Formen durchschnittlich weniger Rassen bilden als die nichtfliegenden und daß sie dementsprechend auch mehr Arten besitzen, die überhaupt nicht in geographische Rassen zerfallen.

Aber selbst innerhalb flugfähiger Tiergruppen machen sich noch ähnliche Unterschiede in der geographischen Variabilität bemerkbar. Die großen Vögel besitzen weniger geographische Rassen und mehr isolierte Arten als die Kleinvögel und unter den Kleinvögeln neigen wieder die Standvögel mehr zu geographischer Variation als die Zugvögel. Die folgenden 3 Tabellen mögen dies veranschaulichen. Es sind darin nach HARTERTS Werk über die paläarktischen Vögel verschiedene Familien daraufhin analysiert, wieviel Rassen, wieviele Rassenkreise und wieviele nicht geographisch variierende Arten sie absolut und prozentual enthalten (außerpaläarktische Rassen der Rassenkreise nicht berücksichtigt). Und zwar umfaßt die 3. Tabelle nur Vogelfamilien, deren Formen fast ausschließlich Standvögel sind, die 4. Tabelle Zugvogelfamilien und die 5. Tabelle Beispiele von solchen Familien, deren Formen relativ groß, deren Ausbreitungsradius also beträchtlich ist.

Tabelle 3.

Familie	Anzahl der Rassen- kreise	Anzahl der Rassen	Durch- schnittl. Rassen- zahl pro Rassen- kreis	Anzahl der Arten	Prozent- zahl der Arten unter den beschrieb. Formen
<i>Corvidae</i>	14	125	8,9	6	4,6%
<i>Certhiidae</i>	4	28	7,0	2	6,7%
<i>Sittidae</i>	6	37	6,2	2	5,1%
<i>Paridae</i>	30	216	7,2	16	6,9%
<i>Troglodytidae</i>	6	47	7,8	3	6,0%
<i>Picidae</i>	21	133	6,3	5	3,6%
Summe der 6 Familien .	81	586	7,2	34	5,5%

Tabelle 4.

Familie	Anzahl der Rassen- kreise	Anzahl der Rassen	Durch- schnittl. Rassen- zahl pro Rassen- kreis	Anzahl der Arten	Prozent- zahl der Arten unter den beschrieb. Formen
<i>Laniidae</i>	7	35	5,0	7	16,7%
<i>Muscicapidae</i>	19	45	2,4	9	16,7%
<i>Sylviidae</i>	57	163	2,9	41	20,1%
<i>Timeliidae</i>	16	39	2,4	8	17,0%
<i>Turdidae</i>	48	148	3,1	40	21,3%
<i>Accentoridae</i>	4	26	6,5	6	18,8%
<i>Hirundinidae</i>	8	31	4,4	0	0,0%
<i>Motacillidae</i>	12	58	4,8	4	6,5%
<i>Oriolidae</i>	2	5	2,5	0	0,0%
Summe von 9 Familien .	173	550	3,2	115	17,3%

Tabelle 5.

Familie	Anzahl der Rassen- kreise	Anzahl der Rassen	Durch- schnittl. Rassen- zahl pro Rassen- kreis	Anzahl der Arten	Prozent- zahl der Arten unter den beschrieb. Formen
<i>Ardeidae</i>	10	12	1,2	12	50,0%
<i>Ciconiidae</i>	1	3	3,0	1	25,0%
<i>Ibidae</i>	3	5	1,7	4	44,4%
<i>Otididae</i>	3	8	2,7	1	11,1%
<i>Gruidae</i>	3	4	1,3	6	60,0%
Summe von 5 Familien .	20	32	1,6	24	42,9%

Die Tabellen zeigen ganz eindeutig, daß die großen Vögel viel weniger Rassen in den Rassenkreisen enthalten, nämlich durchschnittlich nur 1,4 gegenüber 3,2 und 7,2 bei den Kleinvögeln und daß zugleich auch die Zahl der nicht geographisch variierenden Arten viel größer ist: 45,9% der beschriebenen Formen statt 17,3% und 5,5% bei Kleinvögeln.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß beweglichere Tierformen, die den lokalen Biotopfaktoren weniger ausgesetzt sind, auch in geringerem Maße zur Bildung geographischer Rassen neigen. Es ist dies also umgekehrt wieder ein Anzeichen der Abhängigkeit der Rassenbildung und damit, wie wir sahen, auch der Artbildung von den Außenfaktoren.

III. Am eindeutigsten wird uns die Bedeutung der Umwelt aber vor Augen geführt, wenn wir die Parallelität der Merkmalsausprägung verfolgen, welche vielfach bei Rassen des gleichen Gebietes konstatiert werden kann, auch wenn es sich um Angehörige sehr heterogener Rassenkreise handelt. Es sind vor allem die Körpergröße, die Proportionen einzelner Körperteile, sowie die Färbung und Zeichnung, welche die gleichen Tendenzen zeigen, doch kann dies auch zutreffen für die Flossenstrahlzahl der Fische, für die Zahl der Eier usw., und schließlich auch für rein physiologische Merkmale. Eine solche Parallelität ist in einigen Fällen schon sehr frühe erkannt worden, wenn der Nachweis sich zunächst auch immer auf eine unzureichende Methodik gründete. Man beschränkte sich nämlich ursprünglich darauf, verschiedene Arten einer Gattung miteinander zu vergleichen, um entsprechende klimatische Einflüsse zu erkennen. Nun ist aber der physiologische oder »biologische« Abstand der Arten voneinander vielfach so groß und die Ausbreitungsgeschichte so verschiedenartig, daß naturgemäß eine parallele Merkmalsentfaltung manchmal durch andere,

auf die jeweils in Frage stehenden Charaktere einwirkende Faktoren durchkreuzt wird. Wie ich schon mehrfach auseinander setzte⁵⁵, ist es deshalb notwendig, zum Vergleich nur Rassen eines Rassenkreises (bzw. Individuen einer Art) heranzuziehen, da diese sich vorzüglich nur in den zu untersuchenden Merkmalen stärker unterscheiden. Es ist dann weiterhin unerlässlich, sich nicht etwa auf das Zusammentragen zutreffender Beispiele zu beschränken, sondern von den behandelten Tiergruppen alle Rassenkreise zu untersuchen und den Prozentsatz von Ausnahmen festzulegen. Nur so ist es möglich, zur Schaffung einer »exakten Ökologie« beizutragen. Voraussetzung ist dafür natürlich die Klärung der systematischen Beziehungen der einzelnen Formen. Die Ergebnisse werden völlig verschieden ausfallen, je nachdem ob man eine ältere oder eine moderne, eine gute oder eine unzureichende faunistische Zusammenfassung zugrunde legt⁵⁶. Dieser Umstand macht es ja gerade wünschenswert, daß sich vorzugsweise erfahrene Systematiker mit derartigen Untersuchungen befassen.

Über die biologischen Regeln selbst, welche die erkannten Parallelitäten behandeln, kann ich mich verhältnismäßig kurz fassen und auf meine früheren Darstellungen verweisen⁵⁷. Am eingehendsten ist bisher die BERGMANNsche Regel studiert worden. Sie besagt in moderner Fassung: Innerhalb eines Warmblüter-Rassenkreises sind im allgemeinen die in durchschnittlich kühlerem Klima lebenden Rassen größer als die in durchschnittlich wärmerem Klima lebenden (vgl. Abb. 4).

Um einen Begriff von der Gültigkeit dieser Regel zu bekommen, hatte ich schon vor 10 Jahren einmal (l. c., 1924, p. 143) für einige formenreiche Vogelfamilien (vorzugsweise Standvögel) des palaearktischen Gebietes für jeden Rassenkreis die Rassen der klimatisch deutlich unterschiedenen Gebiete miteinander verglichen. Es ergab sich dabei, daß bei den Rabenvögeln (Corvidae) die BERGMANNsche Regel in allen 9 in Frage kommenden Rassenkreisen zutrifft, bei den Spechten (Picidae) bei den 5 fraglichen Rassenkreisen und bei den Walddhünnern (Tetraonidae) bei den 3 Rassenkreisen. Nur für die Fringillidae ergaben sich neben 19 positiven Fällen 3, d. h. 13,6% Ausnahmen. Späterhin habe ich auch noch einmal alle die Vogel-Rassenkreise der Kleinen Sunda-Inseln verglichen, die bis in das palaearktische Gebiet hinein verbreitet sind⁵⁸. Hier stellte ich die jeweils nördlichste Rasse der Sunda-Rasse gegenüber. Bei den 24 in Frage kom-

⁵⁵ Z. B. B. RENSCH, Z. indukt. Abstamm. u. Vererbungslehre **35**, 142–143. 1924.

⁵⁶ Vgl. B. RENSCH, Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929. S. 131–132.

⁵⁷ B. RENSCH, Ebenda, S. 131–161.

⁵⁸ B. RENSCH, Eine biologische Reise nach den kleinen Sunda-Inseln. Berlin 1930. S. 161–162.

menden Rassenpaaren trifft die BERGMANNsche Regel nur für 3, d. h. für 12,5% der Fälle nicht zu. Aus derartigen Zahlen geht hervor, daß die BERGMANNsche Regel nicht in Zweifel gezogen werden kann. Für genauere Vergleiche müßte man natürlich den Prozentsatz der Ausnahmen von allen Rassen, also nicht nur von den klimatischen Extremen berechnen. Solchen Vergleichen stehen aber zur Zeit noch recht erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Von selteneren Rassen kennt man nämlich noch nicht genügend große Serien und andererseits sind auch die klimatischen Verhältnisse vieler Gebiete der Erde (besonders der einzelnen Gebirgszüge) noch nicht ausreichend untersucht. Die stufenweise Größenzunahme, wie sie verschiedene amerikanische Rassenketten von Süd nach Nord oder europäische Rassenketten von Südwest nach Nordost erkennen lassen (vgl. RENSCH, 1929, I. c., p. 119 u. 123), sprechen aber dafür, daß die Zahl der Ausnahmen bei Vögeln wohl immer nur etwa 10–30% beträgt.

Bei den Säugern wird das Eintreffen der BERGMANNschen Regel durch andere Faktoren offenbar in stärkerem Maße verhindert. Um einen Überblick zu gewinnen, stellte ich sämtliche in MILLERS Werk über die Säugetiere Westeuropas (London 1912, I. c.) erwähnten Rassenkreise zusammen und verglich dabei jeweils wieder die Rassen miteinander, die bei möglichst verschiedenen Durchschnittstemperaturen beheimatet sind (Schwanzlängen, die zum Teil der ALLENSchen Regel (s. u.) folgen, natürlich nicht berücksichtigt). Dabei mußten 12 meist kleinere Rassenkreise von vornherein ausscheiden, weil die fraglichen Gebiete keine eindeutigen klimatischen Differenzen aufwiesen⁵⁹. Von den übrigen Rassenkreisen entsprachen die extremen Rassenpaare in 15 Fällen der BERGMANNschen Regel⁶⁰, in 10 Fällen (40%) aber nicht⁶¹, während die restlichen 13 Fälle nur Färbungsunterschiede und keine konstanten Größendifferenzen aufwiesen⁶². Es ist dabei auffällig, daß besonders die Carnivoren sich nicht der BERGMANNschen Regel einfügen: hier trifft nur 1 Fall zu, während 4 Ausnahmefälle vorliegen und bei den restlichen 5 Rassenkreisen nur anderweitige Rassenunterschiede vorhanden sind: es wäre also möglich, daß auch die in wärmeren Gebieten günstigeren Ernährungsverhältnisse (speziell Reptilien viel reichlicher und regelmäßiger vorhanden) auf die Ausprägung der Körpergröße einzuwirken vermögen. Im übrigen ist bei vielen Säugern wohl auch die nächtliche Lebensweise und der Aufenthalt tagsüber in Höhlen in Rechnung zu stellen, manchmal vielleicht auch die Herkunft (kälteangepaßte und wärmeangepaßte Formen).

Der Versuch einer Beurteilung der BERGMANNschen Regel durch Vergleich sämtlicher Formen eines Faunengebietes wurde auch von H. JANSEN unter-

⁵⁹ *Galemys pyrenaicus*, *Neomys fodiens*, *Rhinolophus ferrum-equinum*, *Lepus timidus*, *Microtus sundayensis*, *Microtus lebrunei*, *Pitymys subterraneus*, *Pitymys pyrenaicus*, *Pitymys ibericus*, *Apodemus flavicollis*, *Micromys minutus*, *Capra pyrenaica*.

⁶⁰ *Sorex araneus*, *Sorex alpinus*, *Crociodura mimula*, *Crociodura russula*, *Erinaceus algirus*, *Rhinolophus hipposideros*, *Canis lupus*, *Oryctolagus cuniculus*, *Lepus europaeus*, *Dryomys nitedula*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus nivalis*, *Mus spicilegus*, *Cervus elaphus*.

⁶¹ *Mustela erminea*, *Mustela nivalis*, *Genetta genetta*, *Felis silvestris*, *Lepus granatensis*, *Glis glis*, *Erotomys glareolus*, *Arvicola amphibius*, *Apodemus sylvaticus*, *Sciurus vulgaris*.

⁶² *Sorex minutus*, *Erinaceus europaeus*, *Vulpes vulpes*, *Meles meles*, *Martes martes*, *Martes foina*, *Mustela putorius*, *Cricetus cricetus*, *Arvicola sapidus*, *Arvicola scherman*, *Epimys rattus*, *Mus musculus*, *Capreolus capreolus*.

nommen⁶³. Leider wurde dazu das australisch-papuasische Gebiet gewählt, dessen Säugerfauna nur erst zum geringen Teile nach modernen Gesichtspunkten (Zusammenfassung von geographischen Rassenkreisen) durchgearbeitet worden ist. So verglich dieser Autor (der offenbar kein Systematiker ist) in vielen Fällen auch verschiedene Arten miteinander, die ja, wie erwähnt, inkommensurabel sind. Die Resultate sind daher nur bedingt zu verwerten. Immerhin ergab sich ein weitgehendes Zutreffen der BERGMANNschen Regel für die Hauptgruppen: Marsupialier und Monotremen. Ausnahmen bildeten vor allem Formen kleinerer Inseln (s. u.).

Allgemein dürfte jedenfalls der Prozentsatz von Ausnahmen bei Säugern größer sein als bei Vögeln. Es liegt dies wohl daran, daß die Säuger sich in stärkerem Maße als die in der Beziehung einheitlicheren Vögel den Temperatureinflüssen entziehen. Zu bedenken sind dabei vor allem die Sonderformen der Wärmeregulierung (Dichte des Felles, Winterschlaf usw.) und die abweichende Lebensweise (nächtlich, tagsüber in Höhlen). Im übrigen ist die schon erwähnte Tatsache zu bedenken, daß die geographischen Rassen in ihren Sondermerkmalen manchmal die jüngere geologische Vergangenheit widerspiegeln: ein Teil der Ausnahmen wird also stets durch dieses historische Moment bedingt sein.

Es sei aber auch darauf hingewiesen, daß manche »Ausnahmen« sich bei genauer Analyse der Umweltfaktoren doch noch als mit der BERGMANNschen Regel übereinstimmend herausstellen. So konnte ich es wahrscheinlich machen, daß die zunächst überraschende Größenzunahme der Vogelrassen auf dem Sundabogen nach Osten hin auf das sukzessive trocknere und damit durchschnittlich kühlere Klima zurückzuführen ist und daß auch das Auftreten besonders großer Vogelrassen auf den kleinsten Inseln des Malayischen Archipels ebenfalls durch niedrigere Durchschnittstemperaturen (Auskühlung durch das umgebende Meer) bedingt ist⁶⁴.

Eine eingehende Analyse der Größendifferenzen bei geographischen Rassen steht bisher noch aus. Ich hatte früher durch Zellzählungen und -messungen festgestellt, daß die Unterschiede hauptsächlich durch die verschiedene Zellzahl — nur bei Organen oder Organteilen mit konstanter Zellzahl (wie etwa Federadien) auch durch die Zellgröße — bedingt sind (RENSCH 1929, l. c., S. 136-137). Es ist aber noch nicht geprüft worden, ob diese

⁶³ H. JANSEN, Körpergröße und Oberflächenverhältnisse bei australischen Säugetieren in ihrer Abhängigkeit vom Klima. Zool. Jahrb. Syst. 58, 389-458, 1931.

⁶⁴ B. RENSCH, Eine biologische Reise nach den Kleinen Sunda-Inseln. Berlin 1930. S. 161-167.

Zahldifferenz durch verschiedene Größe der Keimzellen zustande kommt, oder ob, wie GREGORY und CASTLE dies kürzlich bei Kaninchen-Zuchtrassen fanden, die größeren Formen nur durch schnelleres Wachstum (bei gleicher Wachstumsdauer) verursacht sind⁶⁵. Solange dies nicht geklärt ist, kann natürlich auch die allgemeine Verursachung der BERGMANNschen Regel noch nicht ausreichend beurteilt werden. —

Ähnlich wie bei den Säugern und Vögeln zeigen nun auch die Größendifferenzen poikilothermer Tiere gewisse Parallelitäten, nur sind die Verhältnisse hier im ganzen etwas komplizierter. Bei flüchtigem Überblick könnte man zunächst den Eindruck gewinnen, als sei die Körpergröße ein ganz beliebig verteiltes Merkmal: es gibt Arten, deren Individuen in wärmeren Gebieten größer werden und solche, bei denen sie dort kleiner werden. Eine sorgfältigere Zusammenstellung zeigt dann aber bald, daß doch meist ganze Tiergruppen sich ähnlich verhalten. So hatte z. B. eine Analyse der Schalengröße von europäischen Landschnecken, die ich vor einiger Zeit durchführte (alle Arten, die im Berliner Museum in größerer Zahl von verschiedenen Klimaten vorhanden waren), folgendes Ergebnis⁶⁶. Xerophile Formen werden nach den wärmeren Gebieten hin größer und zwar auch dann, wenn es dort zugleich auch erheblich trockener ist. Nichtxerophile Formen werden bei Zunahme von Wärme und Feuchtigkeit größer, sie bilden daher in kälteren Gebieten (nördlichstes Europa, Hochgebirge) Zwergformen aus. Daneben gibt es aber auch eine kleine Gruppe von kälteangepaßten Landschnecken, die nach dem Norden von Europa zu immer größer werden. Es läßt sich also nicht eine einheitliche Größenregel aufstellen, sondern es hat jede Formengruppe ihr bestimmtes klimatisches Optimum, unterhalb und oberhalb dessen die Größe abnimmt.

Diese Befunde dürften nun wohl mehr oder minder auch für die meisten anderen poikilothermen Tiergruppen gelten. Für Reptilien war R. MELL bei seinen ausgezeichneten Untersuchungen über chinesische Reptilien⁶⁷ bereits zu ganz ähnlichen Resultaten ge-

⁶⁵ Vgl. P. W. GREGORY and W. E. CASTLE, Further studies on the embryological basis of size inheritance in the rabbit. *Journ. Exp. Zool.* **58**, 199–210. 1931. — G. LEVI, Wachstum und Körpergröße. *Ergebn. Anatomie u. Entwicklungsgesch.* **26**, 87–342. 1925.

⁶⁶ B. RENSCH, Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Schalengewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. *Z. Morph. Oekol.* **25**, 757–807. 1932.

⁶⁷ R. MELL, Grundzüge zu einer Ökologie der chinesischen Reptilien und einer herpetologischen Tiergeographie Chinas. Berlin u. Leipzig 1929. S. 158–160.

kommen: sibirisch-palaearktische Formen sind in Nordchina größer als im übrigen China, indomalayische Elemente sind dagegen in China kleiner als im malayischen Gebiete. Eine klimatische Parallelität tritt also besonders bei solchen Fällen sichtbar in die Erscheinung, bei denen eine Tiergruppe gleicher geographischer Herkunft ist. So wies ich z. B. schon früher einmal darauf hin (RENSCH 1929, l. c., p. 142–143), daß die kälteangepaßten nordischen Meeresschnecken zumeist bei Spitzbergen größer werden als in den weniger kalten Gewässern Islands und daß die adriatischen Copepoden im allgemeinen kleiner sind als Individuen der gleichen Arten aus nördlicheren Meeren. Entsprechende Beispiele lassen sich wohl bei den meisten anderen poikilothermen Tiergruppen zusammenstellen, doch ist natürlich immer zu bedenken, daß nicht nur die Temperatur, sondern gelegentlich auch andere Faktoren die Körpergröße entscheidend beeinflussen können.

Eine weitere klimatisch bedingte Merkmalsparallelität, die ich als ALLENSche Regel bezeichnete, betrifft die relative Größe exponierter Körperteile: Extremitäten, Schwanz und Ohren sind bei Warmblüterrassen, die in kühlerem Klima beheimatet sind, im allgemeinen relativ kürzer als bei den in wärmeren Gebieten lebenden Rassen der gleichen Rassenkreise. Auch für diese ursprünglich natürlich ebenfalls nur erst durch Beispiele belegten Regel konnte ich die Gültigkeit erhärten durch Berechnung der Ausnahmen bei Berücksichtigung aller Formen eines Gebietes (RENSCH 1929, l. c., S. 145–148). So trifft die Regel zu für die relative Schwanzlänge mitteleuropäischer Säuger bei 5 von 7 Rassenpaaren, deren Rassen verschiedene Klimate bewohnen (zusammengestellt nach BROHMER 1928), d. h. die Ausnahmen betragen hier 14,3% der fraglichen Fälle. Eine Berechnung der relativen Schwanzlängen in HINTONS Monographie der Microtinae (1926) ergab bei Berücksichtigung von je 2 bis 3 in verschiedenen Klimaten beheimateten Rassen (wieder alle in Frage kommenden Rassenkreise berücksichtigt) 16,7% Ausnahmen. Auch die relativen Flügelängen fügen sich offenbar der ALLENSchen Regel ein. Ein Vergleich von je 2 bis 3 in verschiedenen Klimaten lebenden Rassen von nordamerikanischen Standvögeln (5 Familien nach RIDGWAYS Maßangaben berücksichtigt) hatte ergeben, daß bei 24 von 29 verglichenen Rassenpaaren die Flügel der im wärmeren Klima lebenden Rassen relativ länger sind (also 17,3% Ausnahmen). Weitere prozentuale Berechnungen, speziell auch für Ohren und Hinterextremitäten von Säugern wären natürlich wünschenswert.

Auch für diese Regel lassen sich nun parallele Erscheinungen bei poikilothermen Tieren nachweisen. So machte z. B. H. BALSS auf die Tatsache aufmerksam⁶⁸, daß sich die Dekapoden der westafrikanischen Küste in vielen Fällen von den weiter nördlich



Abb. 4. 3 Rassen des Spechtes *Dryobates villosus* (*villosus* vom mittleren Nordamerika, *jardinii* von Mexiko, *sanctorum* von Guatemala, Honduras), welche die BERGMANNschen und die GLOGERSche Regel veranschaulichen (stark verkl.).

(Nordatlantik, Mittelmeer) beheimateten Rassen oder nächstverwandten Arten durch längere Dornen bzw. überhaupt stärkere Skulpturierung auszeichnen. Man könnte hier auch auf die relative Verkürzung der schwanzförmigen Elythrenanhänge und auf das Schwinden scharfer Randbildungen am Halsschild bei manchen Hoch-

⁶⁸ H. BALSS, Crustacea VII, S. 97, in W. MICHAELSEN, Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna Westafrikas. Bd. III, Lief. 3. Hamburg 1922.

gebirgs-Tenebrioniden (und anderen Käfergruppen) hinweisen, doch sind hier auch verschiedene andere Faktoren in Rechnung zu stellen⁶⁹.

Die geographische Parallelität der Pigmentierung zeigt im ganzen etwas kompliziertere Verhältnisse. Die Warmblüter zunächst lassen folgende »GLOGERSche Regel« erkennen. In feucht-warmen Gebiete beheimatete Rassen zeigen eine stärkere Melaninpigmentierung als Rassen des gleichen Rassenkreises, die in kühleren und trockneren Gebieten leben (vgl. Abb. 4). In trocken-heißem Klima lebende Rassen haben wenig oder kein Eumelanin und viel gelbbraune oder rotbraune Phaeomelanine (Wüstenfärbung). In kälteren Gebieten haben die Rassen weniger braunes Phaeomelanin und bei arktischen Rassen ist meist auch das Eumelanin zum Teil oder gänzlich ausgefallen (Polarfärbung) (vgl. Abb. 6). In kühleren Trockengebieten (Steppen und Wüsten Asiens) herrschen deshalb grauer Färbungen, in den heißen Trockengebieten (Steppen und Wüsten Nordafrikas) gelb- oder rötlichbraune Färbungen vor. Die bunten Lipochrome sind bei den Rassen trockenwarmer Gebiete blasser.

Die Berechnung der Ausnahmen, die ich an 2 Standvogelfamilien, nämlich Meisen (Paridae) und Baumläufem (Certhiidae) vorgenommen hatte (wieder durch Vergleich klimatisch extremer Rassen bei Fortlassung der bunten Blau- und Kohlmeisenrassen), ergab bei 23 verglichenen Rassen nur 1 Ausnahme (RENSCH 1929, I. c., S. 154–155). Um noch genauere Werte zu bekommen, verglich ich nun bei einer anderen, fast ausschließlich melaninpigmentierten Vogelfamilie, den palaearktischen Lerchen (Alaudidae) sämtliche Rassen miteinander (nach HARTERTS Werk, I. c.). Ich bezeichnete dabei alle die Rassen als mit der Regel übereinstimmend, welche die erwarteten Unterschiede gegenüber den Rassen zeigten, mit denen sie HARTERT jeweils in der Beschreibung verglich. Bei 101 Rassen war dabei der Färbungsunterschied im Sinne der Regel, bei 15 Rassen nicht, und bei weiteren 14 Rassen war es mir nicht möglich, an Hand der klimatologischen Literatur die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse genügend zu beurteilen (meist asiatische Gebirge). Die Ausnahmen betrugen also 12,9% der entscheidbaren Fälle⁷⁰.

Da für Säugetiere meines Wissens bisher noch keine quantitative Beurteilung der GLOGERSchen Regel vorliegt, stellte ich aus MILLERS »Mammals of Western Europe« von allen erwähnten Rassenkreisen je zwei klimatisch extrem beheimatete Rassen einander gegenüber. Dabei entsprachen 23 Rassenpaare der Regel⁷¹,

⁶⁹ Man vergleiche W. F. REINIGS interessante Ausführungen über Tenebrioniden des Pamirgebietes. Wissenschaftl. Ergebn. Alai-Exp. 1928. Teil III, S. 176 bis 184. Berlin 1932.

⁷⁰ Die gesamte Liste hier mitzuteilen, würde zuviel Raum beanspruchen; ich hoffe, dies später bei einer Fortsetzung dieser Untersuchungen nachholen zu können.

⁷¹ *Galemys pyrenaicus*, *Sorex araneus*, *Crocidura mimula*, *Crocidura russula*, *Erinaceus europaeus*. — *Canis lupus*, *Vulpes vulpes*, *Meles meles*, *Martes martes*, *Martes foina*, *Mustela nivalis*. — *Eutamias glareolus*, *Microtus arvalis*, *Arvicola sapidus*, *Arvicola schermani*, *Apodemus sylvaticus*, *Epimys rattus*, *Mus rattus*, *Mus spicilegus*, *Lepus europaeus*, *Lepus granatensis*, *Glis glis*, *Sciurus vulgaris*.

3 nicht (d.h. 11,5% Ausnahmen)⁷², während bei 8 Rassenpaaren⁷³ keine Färbungsdifferenz vorlag und die restlichen 16 Rassenkreise ausscheiden mußten, da keine eindeutigen Klimadifferenzen zwischen den Rassenarealen ermittelt werden konnten. So können wir also auch die GLOGERSche Regel als exakt begründet ansprechen.

Die Färbungen poikilothermer Tiere zeigen im allgemeinen ähnliche Parallelitäten, wenn hier auch wiederum in vielen Fällen die Ausprägung klarer Regeln durch mannigfache Faktoren durchkreuzt werden kann. Die ersten eindeutigen Untersuchungen wurden bereits 1909 von O. VOGT in klarer Erkenntnis der hohen evolutionistischen Bedeutung durchgeführt. Studienobjekt waren die europäischen Hummeln⁷⁴, von denen ganz so, wie wir es oben forderten, jeweils nur die geographischen Rassen eines Rassenkreises, nicht etwa Arten verglichen wurden. Die damit gewonnenen Färbungsregeln besagen, daß im allgemeinen bei den Rassen der trockneren und wärmeren Länder (Mittelmeergebiet) die gelbbraunen und rotbraunen Bandpigmente vorherrschen, daß im höheren Gebirge (z. B. Kaukasus) weiße Binden auftreten und daß die Rassen der feuchteren Ostsee- und Nordsee-Länder durch Verdunkelung (wenigstens jeweils einiger Individuen) ausgezeichnet sind. Diese Befunde wurden später mehrfach ergänzt, vor allem durch die Arbeiten von E. KRUEGER⁷⁵ und W. F. REINIG⁷⁶. Letzterer wies dabei besonders auf den Gegensatz der verdunkelten Rassen regenreicherer Mittelgebirge gegenüber den aufgehellten Rassen der regenarmen asiatischen Hochgebirge hin. Eine Zunahme des schwarzen Pigmentes in kühlerem und feuchterem Klima konnte dann K. ZIMMERMANN auch für palaearktische Vespiden nachweisen⁷⁷. Für ganz entsprechende Ergebnisse bei Käfern seien hauptsächlich die interessanten Studien von DOBZHANSKY⁷⁸ und NETOLITZKY⁷⁹ erwähnt.

⁷² *Felis silvestris*. — *Cervus elaphus*, *Capreolus capreolus*.

⁷³ *Sorex alpinus*. — *Rhinolophus hipposideros*. — *Mustela erminea*, *Mustela putorius*, *Genetta genetta*. — *Cricetus cricetus*, *Microtus agrestis*, *Capra pyrenaica*.

⁷⁴ O. VOGT, Studien über das Artproblem. Über das Variieren der Hummeln. Sitzungsber. Ges. Naturf. Fr. Berlin 1909, 28–84; 1911, 31–74.

⁷⁵ E. KRUEGER, Über die Farbenvariationen der Hummelart *Bombus agrorum* II. Z. Morph. Oekol. 24, 148–237. 1931.

⁷⁶ W. F. REINIG, Untersuchungen zur Kenntnis der Hummelfauna des Pamir-Hochlandes. Z. Morph. Oekol. 17, 68–123. 1930. — Phaenanalytische Studien über Rassenbildung. Zool. Jahrb. Syst. 60, 257–280. 1930.

⁷⁷ K. ZIMMERMANN, Studien über individuelle und geographische Variabilität palaearktischer *Polistes* und verwandter Vespiden. Z. Morph. Oekol. 22, 173–230. 1931.

⁷⁸ TH. DOBZHANSKY u. N. P. SIVERTZEW-DOBZHANSKY, Die geographische Variabilität von *Coccinella septempunctata* L. Biol. Centralbl. 47, 556–569. 1927.

⁷⁹ F. NETOLITZKY, Einige Regeln in der geographischen Verbreitung geflügelter Käferrassen. Biol. Centralbl. 51, 277–290. 1931.

Außer den bis jetzt besprochenen Größen-, Proportions- und Färbungsregeln gibt es nun noch eine große Anzahl weiterer Merkmalsparallelitäten, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann, da es sich dabei zum Teil auch nur um Eigenheiten einzelner Tiergruppen, nicht um allgemeinere Verhältnisse handelt. Es sei hier nur hingewiesen auf die Verringerung der Eizahl bei Vogelformen wärmerer Klimate (RENSCH 1929, l. c., S. 158–159), auf die Verringerung des relativen Herzgewichtes von Warmblüterrassen in wärmeren Klimaten und auf die Verringerung der Magen- und Darmgröße bei tropischen Vogelrassen (von Gemischtfressern)⁸⁰, auf die Abhängigkeit der Körpergröße vom Salzgehalt des Meeres (z. B. Ostsee-Formen), auf die parallele Reduktion der Flossenstrahlzahl von Fischrassen wärmerer Gebiete⁸¹, auf die Beziehungen zwischen der Zahl der Dorsalschuppenreihen der Schlangen und der Art ihrer Nahrung⁸², auf die Zunahme der Schalendicke der Landmollusken trockenwarmer Gebiete⁸³ usw. Diese Regeln können natürlich noch jederzeit vermehrt werden und es ist auch zu erwarten, daß dies bei dem heutigen Aufschwung der Ökologie sehr bald geschieht. Es ist einleuchtend, daß auf diese Weise der Mechanismus der Rassenausprägung, mindestens in seinem phänomenalen Teile, unserem Verständnis immer näher gerückt wird. Ist es doch heute schon möglich, mit nicht geringer Wahrscheinlichkeit die Eigenheiten noch unentdeckter geographischer Rassen vorauszusagen. Wird z. B., wie dies wohl gelegentlich noch vorkommen mag, zu einem bisher nur von den japanischen Hauptinseln bekannten Vogelrassenkreise eine neue Form auf den Riu Kiu-Inseln entdeckt, so können wir mit nicht geringer Wahrscheinlichkeit erwarten, daß diese Form dunkler pigmentiert und kleiner, relativ aber etwas langflügeliger ist und daß ihre Eizahl pro Gelege durchschnittlich geringer ist. Umgekehrt wird eine in Nordrußland neu entdeckte Nagetierrasse mit einiger Wahrscheinlichkeit etwas größer und reiner grau sein als die nächsten mitteleuropäischen Verwandten und zudem relativ kürzere Maße von Schwanz und Ohren aufweisen.

⁸⁰ Vgl. B. RENSCH, Eine biologische Reise nach den Kleinen Sunda-Inseln. Berlin 1930. S. 167–187.

⁸¹ Vgl. L. S. BERG, Nomogenesis or evolution determined by law. London 1926. S. 265–266.

⁸² Vgl. R. MELL, Grundzüge einer Ökologie der chinesischen Reptilien. Berlin u. Leipzig 1929. S. 118–140.

⁸³ Vgl. B. RENSCH, Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltfaktoren. Z. Morph. Ökol. 25, 757–807. 1932.

Es darf jedoch nicht übersehen werden, daß die meisten der genannten Regeln besonders in solchen Gebieten deutlich werden, die untereinander stärkere Differenzen der Außenfaktoren aufweisen, also etwa beim Vergleich kalter mit gemäßigten Klimaten oder gemäßigter mit tropischen Zonen. Es gibt nun aber speziell auch innerhalb tropischer Gebiete noch mancherlei Rassendifferenzen, die sich diesen Regeln nicht ohne weiteres einfügen. Es liegt nahe, solche Rassen prinzipiell auf richtungslose Singularmutation zurückzuführen. Man sollte indes auch hier den Versuch machen, die oftmals soviel komplizierteren Umweltfaktoren zu analysieren, ehe man voreilige Schlüsse auf die Rassenbildung zieht (man vgl. die anscheinenden Ausnahmen der BERGMANNschen Regel im malayisch-papuasischen Gebiete, S. 57).

Natürlich müßte nun auch ganz speziell für die in den biologischen Regeln angeführten Merkmale die Erbllichkeit erwiesen werden, und zwar in jedem einzelnen Falle. Dies ist natürlich noch nicht ausreichend geschehen (wenn auch z. B. SUMNER speziell Größe, Proportionen und Färbung bei den *Peromyscus*-Rassen untersuchte). Es braucht der Nachweis aber auch nicht immer durch Experimente zu erfolgen, denn auch Rassenkreuzungen (kenntlich an erhöhter Variabilität), wie sie etwa postglazial in Mitteleuropa zustande kamen, sind ja dafür schon zu verwenden. So wissen wir z. B., daß gerade die Größenunterschiede ost- und westeuropäischer Rassen sich als erblich erwiesen, da entsprechend differierende Vogelrassen intermediäre Bastardrassen ergaben (z. B. die östliche große und die westliche kleine Rasse des Gimpels). Das gleiche gilt für die klimaabhängigen Färbungsunterschiede (Bastarde der östlichen und westlichen Schwanzmeisenrassen, von Raben- und Nebelkrähe usw.) mit jeweils stark erhöhter Färbungsvariabilität.

Daß es sich bei den Rassen der Vögel und Säuger nicht etwa zumeist um Modifikationen handelt, wird auch durch andere Beobachtungen wahrscheinlich gemacht. Soweit Färbungsmodifikationen möglich sind, kommen diese nämlich im allgemeinen bereits bei dem nächsten Haar- und Federwechsel zustande, der bei den veränderten Umweltfaktoren stattfindet (man vgl. die Experimente von BEEBE an *Scardafella inca* und von SETH SMITH an *Munia*, l. c). Es ist nun aber bei den in zoologischen Gärten gehaltenen Formen zu beobachten, daß die Rassen kalter, trockenwarmer oder feuchtwarmer Gebiete durchaus nicht nach der Mauser auf einen »mitteleuropäischen« Färbungstyp

umschlagen (wenn natürlich auch gelegentlich Modifikationen auftreten)⁸⁴.

Schließlich könnte die Bedeutung derartiger »biologischer Regeln« für das Artbildungsproblem auch noch dadurch in Zweifel gezogen werden, daß man die entsprechenden Charaktere für relativ belanglos hält. Dies ist aber ganz gewiß nicht zutreffend, denn wir sahen ja bereits (vgl. S. 32–34), daß Größen- und Färbungsdifferenzen eventuell sogar arttrennend wirken können. Es darf zudem nicht vergessen werden, daß all diese morphologischen Merkmale doch nur der sichtbare Ausdruck physiologischer Unterschiede sind. Dabei sei darauf hingewiesen, daß auch die noch relativ wenig untersuchten rein physiologischen Rassenunterschiede ebenfalls für spätere biologische Regeln in Frage kommen. Dies gilt ganz besonders für die zur Umwelt in Beziehung stehende Entwicklungsdauer der einzelnen Insektenrassen, die R. GOLDSCHMIDT für *Lymantria* ja als erblich fixiert nachweisen konnte⁸⁵. Für die von I. KRUMBIEGEL festgestellten psychischen Unterschiede zwischen *Carabus*-Rassen⁸⁶ läßt sich ebenfalls eine zukünftige Einordnung in eine generellere biologische Regel vermuten. —

Zusammenfassend können wir jedenfalls feststellen, daß wir heute für einen nicht unerheblichen Teil der Merkmale geographischer Rassen die Abhängigkeit von Außenfaktoren bereits in bestimmten Regeln formulieren können und daß diese Regeln einer exakten Nachprüfung an vollständigen Gruppen standhalten. Die Ausnahmen sind dabei, wie erwähnt, zum Teil durch das historische Moment bedingt, zum Teil aber natürlich auch durch die Tatsache, daß meist viele Faktoren auf die Ausprägung eines Merkmales einwirken können und daß der Steigerung eines Außenfaktors nicht immer eine entsprechende »Steigerung« des abhängigen Merkmals parallel läuft, sondern daß von einem bestimmten Punkte an eine Umkehr eintreten kann (man vgl. z. B. die Größensteigerung bis zum Optimum und die Abnahme jenseits derselben bei Poikilothermen u. ä.).

⁸⁴ Starke Gefangenschaftsmodifikationen sind zumeist auf das Futter (Mekanismen, Umschlagen von Rot zu Gelb) oder auf zu geringe Belichtung während der Mauser zurückzuführen: Vgl. R. NEUNZIG, Zool. Anz. 1927, 39–44; 91, 199–206. 1930. — W. TH. LARIONOW, Transact. Labor. Exp. Biol. Zoopark Moscow 4, 69–88. 1928. — H. SCHERESCHEWSKY, Arch. f. Entwicklungsmech. 115, 110–153. 1929. u. a.

⁸⁵ R. GOLDSCHMIDT, Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. III. Arch. f. Entwicklungsmech. 126, 277–324. 1932.

⁸⁶ I. KRUMBIEGEL, Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jahrb. Syst. 63, 183–280. 1932

C. Simultane Entstehung geographischer Rassen.

Bei den besprochenen Zusammenhängen zwischen geologisch-klimatischen Änderungen und Rassenneubildung, bei der erwähnten Erhöhung geographischer Variabilität von ortstreuen gegenüber beweglicheren Tierformen und vor allem bei der Parallelität der Merkmalsausprägung heterogener Tierformen unter den gleichen Milieueinflüssen, handelt es sich um Erscheinungen, welche einen außerordentlich weitgehenden Einfluß der Umweltfaktoren auf die Rassenbildung erkennen lassen. Diese Tatsache ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil dadurch mancherlei Bedenken auftauchen gegen die heute vorherrschende Ansicht, daß geographische Rassen generell durch singulare Mutanten und deren Häufung bzw. durch Selektion bestimmter Genkombinationen entstanden. Wir sahen ja bereits, daß systematische Befunde, die eine solche Rassenentstehung unmittelbar wahrscheinlich machen (Vogelmutanten, Coccinellidenvariabilität usw.) nur ziemlich spärlich zu finden sind. Um so wesentlicher ist es, daß umgekehrt eine so große Anzahl der geographischen Rassencharakteristica eine andere Deutung wahrscheinlicher macht.

Nun mag es vielleicht bedenklich erscheinen, die Verursachung der geographischen Variabilität näher zu diskutieren, solange die mehr oder minder generelle Erblichkeit der fraglichen Merkmale nur erst auf Grund der bisherigen Erfahrung als »wahrscheinlich« angesehen werden kann. Um das vorliegende Problem zu fördern, ist es aber wohl doch wichtiger, bestimmte Schlußfolgerungen zu ziehen und damit die Richtung für zukünftige Untersuchungen anzugehen, als sich auf die bisher mitgeteilten rein phaenomenalen systematischen Befunde zu beschränken. Die folgenden mehr theoretischen Erörterungen sollen daher auch weniger die Möglichkeit einer Lösung anstreben als die Schwierigkeiten aufzeigen, die sich bei Annahme einer Bildung geographischer Rassen auf Grund richtungsloser Singularmutation ergeben.

Es ist zunächst zu beachten, daß die drei am besten bekannten Regeln, die BERGMANNsche, die ALLENSche und die GLOGERSche, im allgemeinen »Anpassungscharakter« haben. Es ist für einen Warmblüter vorteilhaft, im kühleren Klima größer zu werden, da die Auskühlung damit etwas verringert wird, denn die Oberfläche wächst ja nur im Quadrat, das Volumen aber im Kubus. Dergleichen ist es vorteilhaft, wenn die exponierten Körperteile, die leicht erfrieren, im kälteren Klima relativ kürzer werden und wenn sie umgekehrt in der Wärme relativ länger werden, weil sie dann

besser zur Temperaturregulierung (Abkühlung) beitragen können. Und die Farbänderungen sind zumindest wohl in den Extremen, als Wüstenfärbung und als Polarfärbung, nützlich. Wenn Selektionsvorgänge für das Zustandekommen derartiger Parallelitäten von Bedeutung sind, dann können wir uns also die Auslese als unmittelbar an den entsprechenden Genen angreifend vorstellen, wir brauchen nicht an eine Auslese irgendwelcher damit gekoppelter physiologischer Eigenschaften zu denken, die ja mehr oder minder unkontrollierbar wäre.

Im Sinne der heute herrschenden genetischen Vorstellungen beständen nun zwei Möglichkeiten für die Neubildung einer geographischen Rasse. Entweder dringt eine Rasse in ein Gebiet mit veränderten Milieufaktoren ein und wird dabei selektioniert, so daß nur die passenden Varianten übrigbleiben, oder es existieren schon vorher derartige passende Varianten (Mutanten bzw. Genkombinationen) und diese »suchen sich« — natürlich weniger individuell als phylogenetisch gemeint — einen ihnen besonders gemäßen Biotop⁸⁷. Bei beiden Annahmen sind aber die Erklärungsmöglichkeiten insofern stark eingeschränkt, als die auslesenden Außenfaktoren nur diejenigen sein können, die jeweils in einer biologischen Regel als parallel abändernd genannt werden. Es ist z. B. nicht denkbar, daß der generelle Färbungsunterschied, der zwischen osteuropäischen (grauer) und westeuropäischen Säugern und Vögeln (brauner) zu finden ist, auf eine Selektion durch Feinde zurückzuführen ist, denn die einzelnen in Frage kommenden Formen (Spitzmäuse, Igel, Wolf, Fuchs, Wiesel, Mäuse, Hase, Siebenschläfer, Haubenmeise, Mattkopfmeise, Kleiber usw.) haben eine gänzlich andere Lebensweise, andere Feinde, andere Nahrung usw., ganz abgesehen davon, daß in diesem Falle der Färbungsunterschied durchaus nicht als Schutzfärbung gedeutet werden kann. Das, was auf alle diese Formen in gleicher Weise einwirkt, sind nur die klimatischen Faktoren, denen die Färbung parallel läuft. Und ganz das gleiche gilt für die BERGMANNsche und für die ALLENSche Regel. Die Farben-, Größen- und Proportionsunterschiede der europäischen Säuger und Vögel (und das sind hier schon die wesentlichsten Rassenunterschiede), sind also unmittelbar durch klimatische Faktoren bedingt: das ist ein Satz, den Genetiker wie Systematiker in gleicher Weise anerkennen müssen. —

⁸⁷ Man vergleiche die Anpassungserklärungen von A. E. PARR, *Adaptiogenese und Phylogenese*. Berlin 1926. 60 S.

Ein genaueres Studium der Merkmalsparallelitäten führt nun aber auch zu Bedenken gegenüber den zur Zeit von der Vererbungsforschung gebotenen Erklärungen durch Selektion bzw. Praeadaptation auf der Grundlage von Singularmutanten. Betrachten wir dazu zunächst einmal die einzelnen Merkmalsparallelitäten unabhängig voneinander. Es fällt dabei auf, daß in solchen Fällen, in denen sich die Außenfaktoren kontinuierlich und gleitend verändern, sich zumeist auch die dazu in Beziehung stehenden Merkmale entsprechend gleitend verändern. Um dies zu belegen, hatte ich früher schon einige graphische Darstellungen gegeben⁸⁸, von denen ich hier eine noch einmal einfügen möchte (Abb. 5). Es

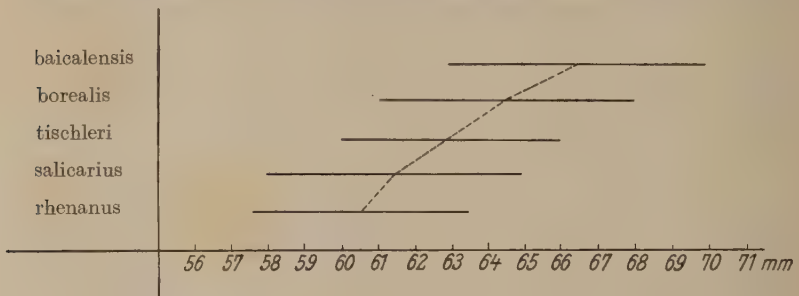


Abb. 5. Variabilität der Flügelängen bei Rassen der Meise *Parus atricapillus* (Mittelwerte durch punktierte Linie verbunden).

handelt sich dabei um die Matzkopfmeisen, deren Flügelmaße von Westdeutschland bis Sibirien gleitend zunehmen. Die dargestellte Rassenkette läuft dabei von Westdeutschland nordostwärts, d. h. durch Gebiete hindurch, die eine allmähliche Abnahme der durchschnittlichen Jahrestemperatur⁸⁹ erkennen lassen: *Parus atricapillus rhenanus* (Rheingegend, durchschn. 9,6° C), *P. a. salicarius* (Mittel- und Norddeutschland, durchschn. 8,3° C), *P. a. tischleri* (Ostpreußen, durchschn. 6,7° C), *P. a. borealis* (Ostseeprovinzen und Nordrußland, durchschn. etwa 3–6° C), *P. a. baicalensis* (nördl. Sibirien, durchschn. – 2 bis + 3° C). Die wagerechten Linien stellen dabei die Variabilität der Flügelängen dar (in Millimeter auf der Abszisse abgetragen), die punktierte Linie verbindet die Mittelwerte. Entsprechend gleitende Differenzen führte ich auch für die Flügelängen der Rassen eines amerikanischen Spechtes an (8 Rassen von Panama bis Canada) (1929, l. c. S. 123–124), ferner

⁸⁸ B. RENSCH, l. c. 1929, 119, Fig. 24; 122, Fig. 25 u. 55, Fig. 13.

⁸⁹ Die angegebenen Durchschnittswerte berechnet nach HANN, Handbuch der Klimatologie. Bd. III. Stuttgart 1911.

für die Zunahme der Melaninintensität der Kleiber-Rassenkette von Frankreich bis Livland und für die Rüssellänge russischer Honigbienen von Leningrad bis zur Ukraine (1929, l. c., S. 55). Verweisen möchte ich dabei auch auf die ganz ähnliche graphische Darstellung F. SALOMONSENS⁹⁰, auf der das Anwachsen der Flügelmaße der Zaunkönigrassen nach Norden zu verdeutlicht wird: *Troglodytes trog. troglodytes* (von England) 46–50 mm — *T. t. hebridensis* (Hebriden) 48–53 mm — *T. t. zelandicus* (Shetland-Ins.) 50–54 mm — *T. t. hirtensis* (St. Kilda) 51–55 mm — *T. t. borealis* (Faröer) 51–56 mm — *T. t. islandicus* (Island) 57–61 mm. Weitere Fälle könnte man in beliebiger Zahl aus der Literatur zusammentragen.

Es sei dabei gleich darauf hingewiesen, daß die Vermutung, es könnten diese allmählichen Merkmalsstufen durch Bastardierung zweier Rassen entstanden sein (wie dies gelegentlich im Postglazial Mitteleuropas eintrat), sich für die meisten Fälle in keiner Weise wahrscheinlich machen läßt. Es ist ausbreitungsgeschichtlich völlig unmöglich, etwa die Rassen des amerikanischen Spechtes *Dryobates villosus* durch Bastardierung der Panamarasse mit der Canadarasse zu erklären, oder die palaearktischen *Parus atricapillus*-Stufen durch Bastardierung der Kamtschatka- mit der Rheinlandrasse!

Es ist nun kaum vorstellbar, daß solche minimalen Unterschiede Selektionswert besitzen sollen. Die Auskühlung bei geringerer Durchschnittstemperatur etwa hat doch mehr oder minder bei allen Warmblütern, und sicherlich bei Angehörigen der gleichen Familien, annähernd den gleichen physiologischen Effekt. Wenn nun geringe Größendifferenzen so wesentlich sein könnten: warum gibt es dann in jedem Gebiete große und kleine Arten nebeneinander? Es müßte doch eigentlich erwartet werden, daß im kalten Gebiete nur absolut große Warmblüter leben. Statt dessen finden wir unter den Landvögeln des Polargebietes z. B. so kleine Formen wie den Birkenzeisig, den Schneeammer, den Steinschmätzer, den Seidenschwanz usw. und alle diese Vögel sind nur relativ größer als die südlicher beheimateten Rassen gleicher Rassenkreise. Oder wenn wir noch einmal ein Einzelbeispiel ins Auge fassen: wenn die klimatischen Faktoren beim kleinen Buntspecht (*Dryobates minor*) eine derartige Auslese treffen, daß die skandinavisch-russische Rasse (*minor*) 89–96 mm Flügelänge mißt gegenüber der mitteleuropäischen Rasse (*hortorum*) von 87–93 mm

⁹⁰ F. SALOMONSEN, Journ. f. Ornithol. 81, 105. 1933.

Flügelänge, warum wird dann der ganz ähnlich lebende große Buntspecht (*Dryobates major*), der doch bereits in Mitteleuropa (Rasse *pinetorum*) 132–138 mm Flügelänge hat, ebenfalls in Skandinavien-Rußland (Rasse *major*) noch zu einer Flügelänge von 138–143 mm vergrößert?

Nun könnte man vielleicht annehmen, die physiologischen Prozesse des Großen Buntspechts seien eben doch so weit von denen des kleinen Gattungsgenossen unterschieden, daß er trotz seiner bedeutenderen Körpergröße auf die Abkühlung durch weitere Vergrößerung reagieren müßte (selektiv). Dagegen spricht nun aber die bereits erwähnte Tatsache, daß die Rassenareale heute klimatisch gar nicht immer so einheitlich sind, daß also die Klimaabhängigkeit nur »im ganzen« gilt (»historisches Moment«, s. o.): *Dryobates major major* findet sich z. B. ebensowohl bei Archangel wie bei Königsberg, *Dr. m. pinetorum* in Norddeutschland wie in Oberitalien usw. Wir können also nicht auf der einen Seite eine strenge Selektion bei bestimmten Temperaturgrenzen voraussetzen und auf der anderen Seite ebenso starke Temperaturdifferenzen oberhalb und unterhalb für belanglos ansehen.

Noch weniger wahrscheinlich ist es, daß den einzelnen Farbstufen, also etwa den braungrauen Tönen westeuropäischer Formen gegenüber den reiner grauen Tönen nord- und osteuropäischer Formen ein Selektionswert zugesprochen werden kann, denn hier kommt mindestens für das Merkmal als solches ein besonderer Vorteil nicht in Frage. Die etwas grauere Färbung der nordischen Haubenmeisenrasse (*Parus crist. cristatus*) z. B. ist kein besserer Schutz vor Feinden als die braunere Färbung der mitteleuropäischen Rasse (*P. crist. mitratus*), da ja der Biotop (Nadelwälder) praktisch der gleiche ist. Und dasselbe gilt auch für die meisten ähnlich differierenden Rassen, wobei auch zu beachten ist, daß Räuber und Beutetiere in ganz entsprechender Weise den Farbänderungen unterliegen. Und wenn man annimmt, daß die Färbungen nur belanglose »Nebenmanifestierungen« bestimmter Gene sind, die in der Hauptsache physiologische Differenzen mit Selektionswert hervorrufen⁹¹, so gelten immer wieder die gleichen Bedenken, wie ich sie schon für die Größenunterschiede andeutete. Daß zudem auch physiologische bzw. psychische Merkmale eine solche allmählich gleitende und damit durch Selektion von Singularmutanten schwer erklärbare Zunahme erfahren können, wurde bereits von I. KRUM-

⁹¹ Man könnte z. B. annehmen (wie man dies für die verschiedenfarbigen Menschenrassen schon hervorhob), daß die Aufhellung in kälteren Gebieten eine stärkere Bestrahlung der Haut zuläßt, was ja für die Stoffwechselvorgänge in Gebieten mit geringerer Insolation unerläßlich ist. Oder man könnte umgekehrt die Zunahme der Pigmentierung in wärmeren Gebieten als Insolationsschutz deuten. Mit solchen Annahmen steht aber in Widerspruch, daß gerade die am stärksten der Bestrahlung ausgesetzten Wüstenformen (besonders die Vögel) ganz hell bräunlichgelb oder rötlichbraun sind.

BIEGEL⁹² an geographischen *Carabus*-Rassen erwiesen (z. B. »gleitende Zunahme der positiven Phototaxis nach Süden und Westen zu« bei *C. nemoralis*).

Dadurch daß nun in vielen Fällen verschiedene Merkmalsparallelitäten für eine Rassenkette in Frage kommen — bei Warmblütern z. B. oftmals Zunahme der Körpergröße, Abnahme der relativen Länge exponierter Körperteile und Abnahme der Melaninpigmentierung (s. o.) — wird die Annahme einer Entstehung all dieser Differenzen durch Singularmutation noch weiterhin erschwert. Zumindest ist damit die erwähnte Beschränkung der Selektionserklärung auf die Wirksamkeit der parallel sich ändernden Außenfaktoren (also vor allem dem Klima) unabweisbar. Denn man kann sich nicht vorstellen, daß die Körpergröße von Warmblütern durch andere Faktoren (etwa Temperatur) selektioniert wird als die Färbung (etwa durch Feinde) und daß doch beide Merkmale in den verschiedensten Rassenketten eine stetige Veränderung erfahren. Wenn die meisten Warmblüterrassenketten, die von Westdeutschland bis Nordrußland reichen, von SW nach NO hin eine ganz allmähliche Zunahme der Größe und eine stetige Abnahme der Phaeomelaninpigmentierung zeigen, so kann nur ein Außenfaktor selektionierend wirken, der sich entsprechend allmählich ändert: die Temperatur. Nun wird sich aber eine Größen Selektion durch Temperatur und eine Färbungsselektion durch Temperatur doch in ganz verschiedener Weise auswirken. Wenn aber trotzdem in einer Rassenkette die sukzessive Größenänderung und die sukzessive Färbungsänderung einander vollkommen parallel laufen, so werden dadurch die für die gleitenden Unterschiede besprochenen Schwierigkeiten der Selektionserklärung noch erhöht. (Für die Annahme einer Koppelung von »Allelentreppen« für Färbungs- und Größenstufen [und Schwanz- und Ohren-Proportionsstufen] fehlt bisher jede genetische Grundlage.)

Andererseits genügen aber natürlich die Selektionsvorgänge auch nicht zur Bildung der zahllosen in Frage stehenden Rassen. Es müssen auch neue Mutanten vorausgesetzt werden, die in den einzelnen Gebieten aufspringen und von denen einige nicht durch Selektion wieder verschwinden. Wenn dies der Fall ist, dann müßten aber junge Rassen diesen Prozeß in statu nascendi zeigen, d. h. noch relativ uneinheitlich sein (vgl. Tab. 1). Das trifft nun aber nicht zu: auch ganz junge (z. B. postglazial entstandene)

⁹² I. KRUMBIEGEL, Untersuchungen über physiologische Rassenbildung. Zool. Jahrb. Syst. **63**, 183–280. 1932.

subtile Rassen machen bereitseinen ebenso einheitlichen, »fertigen« Eindruck als ältere schärfer differenzierte Rassen, obwohl auch die subtilen Rassen gewöhnlich in einer ganzen Anzahl von Merkmalen differieren.

Die systematischen Befunde liefern also nicht nur keine unmittelbare Stütze für die Annahme, daß geographische Rassen generell durch Singularmutation und natürliche Auslese (bzw. Praeadaptation) entstehen, sondern sie lassen sich zum Teil damit überhaupt nicht vereinen. Wenigstens für all die Fälle, welche die besprochenen Merkmalsparallelitäten erkennen lassen, werden wir vielmehr zu der Vorstellung gedrängt, daß die Ausprägung geographischer Rassen simultan unter dem direkten Einflusse der entsprechenden Außenfaktoren stattfindet. Wenn eine solche Feststellung der zur Zeit »herrschenden« Meinung widerspricht, so darf doch nicht übersehen werden, daß auch von seiten der Genetik bereits die Möglichkeit einer simultanen von Außenfaktoren induzierten Mutation aufgezeigt wurde. Es sei dafür nur hingewiesen auf die Versuche R. GOLDSCHMIDTS⁹³, bei denen durch Hitzebehandlung von *Drosophila melanogaster* zahlreiche Individuen in gleicher Weise mutierten (in einer Kultur z. B. 15 mal die verdunkelte sooty-Mutante), und auf die schon viel diskutierten Experimente von V. JOLLOS⁹⁴, bei denen sogar eine abgestufte Mutantenfolge durch entsprechende Wiederholung der Hitzebehandlung erzielt werden konnte.

Es wäre nun natürlich zur Beurteilung des Artbildungsproblems im ganzen von großer Bedeutung, wenn sich die Anteile von »wahrscheinlich simultaner« Merkmalsumbildung (bzw. Mutation s. u.) und einer »wahrscheinlich durch singuläre Mutation bedingten Merkmalsausprägung« abschätzen ließen. Dafür sind nun aber die Analysen der Merkmalsparallelität bislang noch zu ungenügend. Was wir einigermaßen berechnen können, ist vorläufig höchstens der Anteil der Merkmale, die den besprochenen biologischen Regeln folgen, gegenüber dem Anteil solcher Merkmale, für die eine klimatische Parallelität bisher nicht nachgewiesen wurde. Probeweise versuchte ich einmal eine derartige Abschätzung bei den paläarktischen Lerchen (Alaudidae). Ich notierte dabei für alle in HARTERTS Werk (l. c.) genannten geographischen Rassen die angegebenen wesentlicheren Charakteristica sowie die Verbreitung und zählte dann die Merkmale aus, deren Unterschiede von Rasse zu Rasse der BERGMANNschen, ALLENSchen und GLOGERschen Regel entsprechen, ferner diejenigen, die den Regeln zuwiderlaufen und schließlich diejenigen, die nicht in den Regeln behandelt sind. 18 Rassen mußten

⁹³ R. GOLDSCHMIDT, Experimentelle Mutation und das Problem der sog. Parallelindikation. Versuche an *Drosophila*. Biol. Centralbl. 49, 437-448, 1929.

⁹⁴ V. JOLLOS, Studien zum Evolutionsproblem. I. Biol. Centralbl. 50, 541-554, 1930.

von der Beurteilung ausscheiden, da die klimatischen Verhältnisse ihrer Wohngebiete (zumeist asiatische Gebirge) nicht eindeutig beurteilt werden konnten. Von den übrigen 105 Rassen wurden zusammen 190 Hauptmerkmale berücksichtigt (die Färbungsänderungen der einzelnen Körperteile ließen sich zumeist als 1 Merkmal behandeln): von diesen entsprachen 149 den 3 biologischen Regeln, 28 widersprachen ihnen und 13 betrafen andere Veränderungen (Schlankheit des Schnabels, verschiedene Verschmelzung der Kopf- und Halsflecken u. a.). Der Anteil wahrscheinlich simultaner Merkmalsausprägung überwiegt also bei weitem. Nun soll aber mit einer derart rohen nur auf je 1 bis 2 Hauptmerkmale gestützten Berechnung natürlich nicht ein zuverlässiges Zahlenmaterial vorgetäuscht werden. Es sollte nur angedeutet werden, in welcher Weise derartige Abschätzungen eventuell vorgenommen werden können. Es sei dabei vor allem darauf hingewiesen, daß die Lerchen als Melaninvögel vorzugsweise gemäßigter Klimate besonders zu derartigen Merkmalsparallelitäten neigen und daß eine entsprechende Betrachtung tropischer Vogelfamilien wahrscheinlich erheblich andere Zahlen ergeben würde. Für eine Beurteilung der geographischen Rassenbildung im allgemeinen kann deshalb vorläufig nur der persönliche Eindruck des Systematikers mitgeteilt werden, demzufolge aber ebenfalls ein Überwiegen simultaner, durch die Außenfaktoren unmittelbar induzierter Rassenausprägung wahrscheinlich ist.

Nun soll mit der Annahme simultaner Rassenbildung auch nicht etwa der Eindruck erweckt werden, als seien bei den parallelen Merkmalsänderungen selektive Vorgänge auszuschalten. Ich möchte vielmehr annehmen, daß speziell bei der Entstehung von Polar- und Wüstenfärbungen in manchen Fällen sehr wohl auch eine natürliche Auslese fördernd gewirkt hat. Nur muß man auf Grund der erkannten klimatischen Parallelitäten zugestehen, daß diese beiden extremen Färbungs-»Anpassungen« auch ohne Auslese zustande kommen können. Das wird am deutlichsten durch die Vorstufen der Polar- und Wüstenfärbung illustriert. Wir sahen ja, daß die Warmblüterrassen nach den kalten Gebieten zu zunächst grauer (phaeomelaninärmer) und dann allmählich auch immer heller und weißlicher (eumelaninärmer) werden (Abb. 6). Diese grauen Stadien können aber noch in keiner Weise als beginnende Anpassung an ein schneereiches Milieu gelten. Und umgekehrt ist die Annäherung der Färbung an die Wüstentönung bei Formen trockenerer Mittelmeerländer, die noch in busch- und grasreichem Gelände leben, ebenfalls noch keine spezielle Färbungs-»Anpassung«.

Mit der Annahme simultaner, induzierter Rassenbildung ist dann aber auch eine Folgerung verknüpft, die von einer gewissen theoretischen Bedeutung ist. Wie eben schon angedeutet, haben nämlich die parallelen, klimatisch bedingten Merkmalsausprägungen zum Teil einen ausgesprochen nützlichen Charakter. Es ist von Vorteil, wenn ein Warmblüter im kalten Gebiete größer ist, weil

dann die Auskühlung des Körpers wegen der relativ kleineren Oberfläche geringer ist. Es ist von Vorteil, wenn zugleich die exponierten Körperteile, vor allem Ohren und Schwänze, relativ kürzer werden, weil sie dadurch weniger leicht erfrieren. Und es ist mindestens



Abb. 6. Klimabedingte Farbstufen bei der Meise *Parus atricapillus* mit Annäherung an die Polarfärbung: *P. a. rhenanus* vom Rhein und von Frankreich, *P. a. borealis* von Skandinavien, Polen, N-Rußland, *P. a. kamtschatskensis* von Kantschatka.

in den klimatischen Extremgebieten, im Polargebiet und in der Wüste, von Vorteil, wenn die Färbung sich rein klimabedingt schon derart verändert (vgl. Abb. 6), daß sie gleichzeitig einen Schutz gegen Feinde darstellt. Eine solche Nützlichkeit könnte man zunächst durchaus als Anzeichen dafür werten, daß hier doch selektive Vorgänge zugrunde liegen. Wenn wir aus den oben genannten Gründen aber eine simultane Rassenbildung voraus-

setzen müssen, so ist damit der Schluß unumgänglich, daß auch bei genotypischen Änderungen eine unmittelbare aktive Anpassung an das Milieu möglich ist. Eine solche den herrschenden vererbungstheoretischen Vorstellungen zuwiderlaufende Folgerung scheint zunächst nur mit vitalistischen Gedankengängen vereinbar zu sein. Wenn wir indes bedenken, daß all die in den fraglichen biologischen Regeln behandelten Merkmalsparallelitäten auch experimentell als nicht erbliche aktive Anpassungen erzeugt werden können⁹⁵, so könnte man darin auch ein Anzeichen für das Vorhandensein somatogener Induktion erblicken.

Damit ist schon die wichtige Frage angeschnitten, ob allgemein die simultane Entstehung geographischer Rassen im Sinne einer simultanen Mutation oder im Sinne einer somatogenen Induktion zu deuten ist. Zur Lösung dieses Problems sind natürlich die experimentellen Studien die wichtigeren und ich möchte deshalb auch außer der eben besprochenen Schlußfolgerung nur noch zwei Punkte kurz berühren, die vom Standpunkte der zoologischen Systematik wesentlich sind.

1. Wenn die geographischen Rassen auf Grund einer von Außenfaktoren induzierten simultanen Mutation zustande kämen, dann müßte man erwarten, daß wie im Experiment (vgl. GOLDSCHMIDT, JOLLOS) die Einwirkung des neuen Milieus auf 4 oder 5 Generationen genügt, um die Änderung hervorzubringen. Das ist nun aber im allgemeinen nicht zu beobachten: verschleppte Tierformen, die es ja heute in großer Anzahl gibt, behalten ihre Eigenheiten zunächst durchaus bei (und auch im entsprechenden Experiment entstehen normalerweise höchstens Modifikationen und nicht Mutationen). Und wie wir sahen, entsprachen ja die Sondermerkmale der geographischen Rassen in einer Anzahl von Fällen auch gar nicht den derzeitigen Außenfaktoren ihres Wohngebietes, sondern den Faktoren der jüngeren geologischen Vergangenheit (z. B. manche postglazial in Mitteleuropa eingewanderter Rassen; vgl.

⁹⁵ Parallele Modifikationen zur BERGMANNschen und ALLENSchen Regel: F. B. SUMNER, Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. Exp. Zool. **7**, 97–155. 1909. — H. PRZIBRAM, Direkte Temperaturabhängigkeit der Schwanzlänge bei Ratten ... Arch. f. Mikr. Anatomie u. Entwickl. **104**, 434–496. 1925. — H. PRZIBRAM, Das Anwachsen der relativen Schwanzlänge und dessen Temperaturquotient bei den Ratten. Arch. f. Mikr. Anatomie u. Entwickl. **104**, 611–648. 1925. — Zur GLOGERSchen Regel parallele Modifikationen: D. SETH SMITH, The yellow rumped finch and its relationship to the chestnut crested finch. Avicult. Mag. N. S. **1907**, 7. — W. BEEBE, Geographic variation in birds. Zoologia, Sci. Contr. New York Zool. Soc. **1**, Nr. 1. 1907.

auch die Areale von *Dryobates major*, s. o.). Die Vorstellung einer somatogenen Induktion, bei der ja der Zeitfaktor eine Rolle spielt, ließe sich mit diesen Befunden besser vereinigen.

2. Es gibt eine zweite große Gruppe von Tatsachen, die sich ganz generell nur schwer mit einer Verursachung durch Mutation vereinigen lassen: all die »praktischen« anatomischen Umkonstruktionen, die nachweislich durch Veränderungen der Lebensbedingungen ausgelöst worden sind (z. B. bei Versteppung eines Waldgebietes Übergang von Kletterformen zu Bodenformen mit entsprechender Veränderung der Extremitätenproportionen und Reduktion einzelner Strahlen)⁹⁶. Bei solchen sekundären Änderungen finden wir im allgemeinen keine Anzeichen für eine Summierung von den dazu notwendigen Einzelmutationen, sondern es werden die Organe als Ganzes umkonstruiert. Andererseits können wir auch keine induzierte simultane Mutation annehmen, da ja eine entsprechende experimentelle Veränderung der Umweltfaktoren immer nur Modifikationen hervorruft — ganz abgesehen davon, daß ja damit eine bisher ganz unbekannte außerordentlich weitgehende Induzierbarkeit der Mutation vorausgesetzt werden müßte. So ist es denn kein Zufall, daß gerade unter den vergleichenden Anatomen (WEIDENREICH, FICK, BOEKER, BAUM usw.) trotz aller Einwände der Genetiker eine somatogene Induktion angenommen wird.

Hier sind ferner alle die Erscheinungen koordinierter Merkmalsausprägung zu erwähnen, die unter der Bezeichnung »Kooptionen« bekannt sind (Musterbeispiel die stäbchenförmige Gestaltung fast aller äußeren Organe bei Stabheuschrecken), und die es besonders eindringlich verdeutlichen, daß der Organismus als Ganzheit zu werten ist⁹⁷.

Eine Erörterung der Frage, wie nun eine somatogene Induktion möglich sein könnte und ob und wie sie mit den genetischen Befunden zu vereinigen sei, liegt nicht mehr im Rahmen dieses Vortrages. Daß die Vorstellung einer direkten kausalen Übertragung einer Soma-Eigenschaft auf den Keim, der ja ein unorganisiertes, physiologisch gänzlich anderes System darstellt, mindestens rein logisch nicht in Frage kommt, ist ja oft genug diskutiert worden. Vielleicht könnte man die logischen Schwierigkeiten am ehesten überwinden, wenn man an eine Parallelinduktion in irgendeiner Form denkt. Erhöhte Körpertemperatur könnte z. B.

⁹⁶ Man vergleiche vor allem die jüngsten Arbeiten H. BOEKERS: Verh. Anat. Ges. **38**, 9–20 u. 227 (Tübinger Anat. Anz. **67**). 1929. — Forsch. u. Fortschr. **7**, 203–204. 1931. — Tiere in Brasilien. (Biol.-anat. Forschungsreise.) Stuttgart 1932.

⁹⁷ Man vergleiche auch die Untersuchungen von J. W. HARMS, Die Realisation von Genen und die consecutive Adaption. II. *Birgus latro* L. als Landkrebs. Z. wissensch. Zool. **140**, 167–290. 1932.

sowohl beim Soma als auch beim Assimilationsvorgang des Keimes (und damit bei den Nachkommen) eventuell das gleiche (bedeutendere Endgröße) bewirken. Es sei in diesem Zusammenhange auch auf manche Fälle von Dauermodifikation hingewiesen, bei denen die Außenfaktoren nicht primär auf den Keim, sondern zunächst auf das Soma einwirkten und hier eine Modifikation hervorbrachten, die der späteren Dauermodifikation bereits gleich ist (z. B. Versuche von KLEBS an *Sempervivum*⁹⁸): in solchen Fällen zeigt sich ja, daß entsprechende Paralleltäten bei Keim und Soma tatsächlich möglich sind (denn daß es sich bei Dauermodifikationen eventuell nur um eine Änderung des Keimzellplasmas und nicht der Chromosomen handelt, ist ja für das erwähnte rein logische Bedenken belanglos). Im übrigen sollte man aber vielleicht nicht so sehr bemüht sein, zwischen Modifikation und Mutation nach Übergangstypen zu suchen (da Modifikation als Reaktionsvermögen rein definitionsgemäß etwas prinzipiell Verschiedenes darstellt), als die »Nichterblichkeit« und die »Erblichkeit« zu überbrücken. Und dies ist ja bis zum gewissen Grade schon geschehen durch die Erkenntnis einer unvollkommenen »Penetranz« und »Expressivität« einzelner Merkmale, wobei sogar schon Fälle bekannt sind, die hart an der Grenze der »Nichterblichkeit« stehen⁹⁹.

Schließlich sei noch angedeutet, daß die Annahme einer eventuell zu fordernden Wirksamkeit des »Zeitfaktors« (Beeinflussung zahlreicher Generationen bis zur genotypischen Festigung) die Vorstellungsmöglichkeiten etwas einengt: es müßte sich nämlich dabei um Vorgänge handeln, die der allmählichen Festigung von Assoziationen ähneln, wie dies in der HERING-SEMONSchen Mneme-Hypothese ausgesprochen ist. Auch hier könnte die damit verknüpfte Vorstellung einer Steigerungsfähigkeit der Erbfestigkeit als Steigerung der Penetranz und der Expressivität gedacht werden.

5. Evolution höherer systematischer Einheiten.

Es ist eine vieldiskutierte Frage, ob die Klärung der Rassen- und Artbildung genügt, um die Evolution im ganzen zu verstehen, ob also die höheren systematischen Einheiten nur durch Fortsetzung des gleichen Differenzierungsprozesses zustande kommen, oder ob hier Sondergesetzmäßigkeiten vorliegen. Die letztere Auffassung ist ja in letzter Zeit relativ häufig ausgesprochen worden. Außer auf WOLTERECKS schon oben besprochene Angaben (vgl. S. 39) mag hier nur hingewiesen sein auf PHILIPTSCHENKOS Annahme, daß die größeren Entwicklungsschritte nichts mit den Prinzipien der Rassenbildung zu tun hätten und daß die Zunahme der

⁹⁸ Vgl. J. HAEMMERLING, Dauermodifikationen. Handbuch Vererbungswissenschaft. Bd. I E. Berlin 1929. S. 51.

⁹⁹ N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, Die heterogene Variationsgruppe »Abnormes Abdomen« bei *Drosophila funebris*. Z. induct. Abstammung- u. Vererbungslehre 62, 34–46. 1932.

Komplikation eine Grundeigenschaft der lebenden Substanz sei¹⁰⁰, oder auf BERGS Nomogenesishypothese¹⁰¹, derzufolge ebenfalls alle Entwicklung immanenten Gesetzen folgt (die Bildung neuer erblicher Rassen dabei ebenfalls als simultane Änderung angesprochen) oder schließlich an die noch viel hypothetischeren Vorstellungen D. ROSAS¹⁰², der nicht nur praedeterminierte Evolutionsrichtungen annimmt, sondern auch die Rassen- und Artbildung auf einen inneren Zwang zu dichotomer Verzweigung zurückführt (wobei »apicale« Formen dann endgültige Differenzierungen darstellen sollen, die nur sekundär in Varianten aufspalten können). Diese Hypothesen sind dann noch mehrfach ergänzt und verändert worden.

Wesentlicher als solche allgemein gehaltenen Vorstellungen sind wohl die Untersuchungen der Palaeontologen, die für die Sondergesetzmäßigkeiten der Bildung höherer systematischer Einheiten eine exaktere Formulierung möglich machen. Wir werden darauf weiter unten zurückkommen.

Eine umfassende Diskussion all dieser Hypothesen würde hier zu weit führen. Doch seien einige auf systematischen Studien basierende Bedenken mitgeteilt, die der ursprünglicheren und auch heute wohl noch verbreiteteren Ansicht entsprechen, daß ein immanenter Entfaltungstrieb nicht angenommen zu werden braucht und daß die erkannten Entwicklungsregeln höherer Einheiten sich durchaus auf Grund unserer Erfahrungen über Rassen- und Artbildung und der damit verknüpften ökologischen Abhängigkeiten deuten lassen.

Zunächst ist festzustellen, daß in taxonomischer Beziehung ein genereller Unterschied zwischen niederen und höheren Kategorien keineswegs besteht. Es gibt, wie wir sahen, keine scharfen Grenzen zwischen Rasse, Art und Rassenkreis und andererseits entsprechen auch Rassenkreise mit stärker differenzierten Gliedern (Artenkreise s. o.) zum Teil bereits den Untergattungen, die ihrerseits wieder nicht prinzipiell gegenüber den Gattungen abzugrenzen sind. Und auch bei allen weiteren höheren Kategorien ist die gegenseitige Begrenzung nicht weniger schwankend. Dieser völlig gleitende Übergang von Kategorie zu Kategorie (die jeweiligen Grenzfälle von den einzelnen Systematikern bezeichnenderweise verschieden bewertet) spricht natürlich viel mehr für eine

¹⁰⁰ J. PHILIPTSCHENKO, Variabilität und Variation. Kap. V. Berlin 1927.

¹⁰¹ L. S. BERG, Nomogenesis or evolution determined by law. London 1926.

477 S.

¹⁰² D. ROSA, L'Ologénèse. Nouvelle théorie de l'évolution. Paris 1931. 268 S.

stetig wachsende Fortdifferenzierung als für die Annahme eines prinzipiellen Gegensatzes zwischen der Entwicklung niederer und höherer Kategorien. Es ist hier auch zu beachten, daß bei Entwicklung einer Rasse zur Art, zur Gattung und weiter zu einer neuen Familie hin meist nur eine Vermehrung der Zahl der differierenden Merkmale stattfindet, ohne daß dabei Abwandlungen im Sinne einer Höherdifferenzierung stattfinden (man vgl. etwa die in allen Organsystemen phylogenetisch »gleichhoch« entwickelten Felidae, Canidae und Mustelidae unter den Säugern, oder die Laniidae, Tyrannidae, Muscicapidae, Campephagidae unter den Vögeln o. ä.).

Die mehrfach geäußerte Meinung, daß die höheren Kategorien durch größere Entwicklungssprünge zustande gekommen seien, wird mit der Erkenntnis der allmählichen Übergänge zwischen den Kategorien ebenfalls überflüssig. Man bedenke zudem die physiologischen Schwierigkeiten, die mit solchen »Sprüngen« verknüpft sind und die wohl am besten an den großen Mutationen deutlich werden, die heute nach Meinung fast aller Genetiker als Abnormitäten mit mehr oder minder herabgesetzter Vitalität betrachtet werden. Die WAAGENSchen Mutationen der Palaeontologie, welche die Vorstellung größerer Entwicklungssprünge veranlaßten, können zudem, wie wir sahen (s. o. S. 35) zwangloser durch eine graphische Differenzierung erklärt werden.

Andererseits darf man sich aber auch nicht darüber hinwegtäuschen, daß die Entstehung von neuen Anpassungen und die Bildung neuer Arten zwei verschiedene Probleme sind, denn wir sahen ja, daß manchmal relativ geringfügige Differenzen, die zunächst keinerlei Anpassungscharakter tragen, arttrennend wirken und daß dabei auch das psychische Moment entscheidend sein kann (Homogamie, vgl. S. 34). Aber auch das Studium der Anpassungen führt durchaus nicht zur Annahme »immanenter Entwicklungsgesetze«. Gerade die für die Höherentwicklung entscheidenden Neuerwerbungen können als unmittelbar umweltbedingt gedeutet werden. So können wir etwa mit NAEF¹⁰³ die Entstehung des Urdarmes auf die beginnende Bewältigung größerer Bissen zurückführen, die bilaterale Symmetrie der Coelomaten auf die Bewegung auf dem Substrat, die Gliedmassen auf den Übergang vom Wasser- zum Landleben usw. Auch scheint es sich zu

¹⁰³ A. NAEF, Die Vorstufen der Menschwerdung. Jena 1933. 232 S. (Man vergleiche etwa auch: R. HESSE, Die Stufenleiter der Organisationshöhe der Tiere. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin 1929, 27–36.)

bewahrheiten, daß das Aufblühen größerer Tiergruppen jeweils mit umfassenderen geologisch-klimatischen Umwälzungen parallel lief¹⁰⁴.

Trotz dieser Umweltsbedingungen der einzelnen Entwicklungsschritte ist aber an dem Vorhandensein einer »Höherentwicklung«, d. h. einer Zunahme der Komplikation bei der Phylogenese im ganzen natürlich nicht zu zweifeln¹⁰⁵. Ist nun zur Deutung dieser Tatsache ein »immanenter Entfaltungstrieb« vorauszusetzen? Ich möchte dies bezweifeln. Auch wenn keine besondere Entwicklungstendenz vorhanden ist, existiert auf jeder Entwicklungsstufe für die Rassen- und Artbildung als eine der möglichen Variationsrichtungen (mutativ wie induziert) auch die Zunahme der Komplikation (bei Insekten z. B. Mutanten mit neuen Borsten, neuen Flügeladern u. ä.). Es besteht nun kein Anlaß für die Annahme, daß gerade derartige Varianten durch natürliche Auslese stets sämtlich wieder vernichtet würden. Es werden also nach erfolgter Selektion unter den fortlebenden Varianten ebensoviel kompliziertere als auch vereinfachte oder hinsichtlich der Komplikation unveränderte vorhanden sein. Für die komplizierteren Varianten besteht bei der Weiterentwicklung wiederum unter anderem auch die Möglichkeit zu weiterer Komplikation usw. Wenn also bei der Artbildung jeweils (bzw. von Zeit zu Zeit) auch nur die vorhandenen Möglichkeiten erschöpft werden, so muß die Gesamtentwicklung der Organismen unter anderem auch eine Höherentwicklung zeitigen. Und einer solchen Vorstellung entspricht ja auch die vorhandene Formenfülle, die »unter anderem« auch höher entwickelte Tiere erkennen läßt. Wäre ein immanenter Entfaltungstrieb vorhanden, so wäre es ja unverständlich, daß es immer noch »niedere« Tiere gibt. Und auch die Hilfsannahme, daß hier der Entfaltungstrieb erloschen wäre, ist nicht zutreffend, da wir doch wissen, daß all die spezialisierteren parasitären Protozoen oder Würmer sich erst mit der Entstehung ihrer Wirtstiere, also zum Teil in geologisch ganz junger Zeit (Säuger etwa) entwickelt haben können.

Nun ist die Zahl der möglichen Entwicklungsrichtungen natürlich für jede Tierart beschränkt und bei manchen Organen oder

¹⁰⁴ Vgl. SEYMOUR SEWELL, The problem of evolution II. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc. **35**, 347–358. 1931; ferner: W. QUENSTEDT, Die Entwicklungsgeschwindigkeit des Lebens in der geologischen Zeitfolge. Centralbl. f. Mineral. (B), **1929**, 513 bis 532.

¹⁰⁵ Vgl. L. PLATE, Über Vervollkommnung, Anpassung und die Unterscheidung von niederen und höheren Tieren. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. **45**, 445–498. 1928.

Merkmalskomplexen ist gelegentlich überhaupt nur eine Hauptrichtung der Fortentwicklung aus rein biomechanischen Gründen möglich. In solchen Fällen kommen dann »orthogenetische« Entwicklungsreihen zustande (deren Vorhandensein ja bekanntlich meist den Anlaß zur Annahme eines inneren Entfaltungstriebes wurde). Besonders deutlich ist dies an der von COPE und DÉPÉRÉT begründeten Regel des Größerwerdens innerhalb der Stammesreihen zu erkennen. Nur eine relativ kleine Tierform ist im allgemeinen fähig, sich an neue Umweltsbedingungen anzupassen. Ein kleiner Vierfüßler mag relativ leicht zum Springer oder Flieger, zum grabenden Höhlenbewohner oder zum gewandten Kletterer zu werden — für eine große Form fallen all diese Möglichkeiten fort. So ist es ganz verständlich, daß die Entwicklungsreihen ziemlich allgemein mit kleinen Formen beginnen und mit großen enden (aber natürlich gibt es auch sekundäre Verzweigung oder andere Sonderfälle). Nur nebenbei sei erwähnt, daß die COPE-DÉPÉRÉTSche Regel zum Teil auch noch durch andere Verhältnisse bedingt sein kann. So wies ich schon vor längerer Zeit einmal darauf hin¹⁰⁶, daß das Größerwerden in manchen Stammesreihen im Laufe des Tertiär eventuell auf die sinkenden Temperaturen zurückzuführen, also im Sinne der BERGMANNschen Regel zu deuten ist und CASTLE machte jüngst auch darauf aufmerksam¹⁰⁷, daß bei jedem Gelege bzw. bei jedem Wurf die größeren Varianten die erhaltungsfähigeren seien und die natürliche Auslese damit ganz allgemein ein Größerwerden innerhalb der Stammesreihen begünstigt. In anderen Fällen wiederum ist es eine vorhandene (eventuell kryptomere) Musterung irgendwelcher Art, die eine Fortentwicklung nur in einer bestimmten Richtung zuläßt (man vgl. dazu die wichtigen Arbeiten der O. VOGTSchen Schule über eunomische Reihen, die zwar zunächst nur eine Analyse der Variabilität darstellen, die damit zugleich aber auch die Einengung einer möglichen weiteren Variation erkennen lassen). So ist also zu beachten, daß das Vorhandensein gerichteter Entwicklung keineswegs die Annahme eines immanenten Entfaltungstriebes erzwingt, und daß all die evolutionistischen Gesetzmäßigkeiten mehr oder minder statistischer Natur sind¹⁰⁸.

¹⁰⁶ B. RENSCH, Z. indukt. Abstammungs- u. Vererbungslehre **35**, 139–155. 1924.

¹⁰⁷ W. E. CASTLE, Body size and body proportions in relation to growth and natural selection. Science **76**, 365–366. 1932.

¹⁰⁸ Man vergleiche dafür auch: A. N. SEWERTZOFF, Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. Jena 1931. 371 S.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß keine Veranlassung vorliegt, für die höheren systematischen Kategorien eine anders geartete Entwicklung als für die unteren Kategorien anzunehmen. Wir können den gesamten Evolutionsprozeß vielmehr sehr wohl als einheitlichen Vorgang betrachten, so daß die Rassen- und Artbildung also tatsächlich den Angelpunkt des ganzen Problemkomplexes bildet.

6. Schluß.

Die Beziehungen der zoologischen Systematik zur Frage der Rassen- und Artbildung sind natürlich mit der vorliegenden Darstellung nicht erschöpft. Die notwendige Beschränkung macht es einerseits unmöglich, auf manche wichtigen Detailuntersuchungen einzugehen, und andererseits konnten auch die theoretischen Folgerungen zum Teil nur angedeutet und nicht bis zu Ende durchgeführt werden. Doch werden die Ausführungen wohl genügen, um die Behauptung zu rechtfertigen, daß auch bei dem heutigen Stand des Evolutionsproblems die Erkenntnisse der systematischen Forschung von Bedeutung sind, und daß sie vor allem geeignet sind, die Vorstellungsmöglichkeiten des Entwicklungsgeschehens in ganz bestimmter Weise einzuengen. Wenn in diesem Vortrage darüber hinaus auch versucht wurde, besondere Hypothesen, wie die der simultanen Rassenbildung oder die der somatogenen Induktion, für bestimmte Fälle der Rassenbildung zu stützen, so sei hier ausdrücklich noch einmal auf den hypothetischen Charakter derartiger Schlußfolgerungen gegenüber dem mitgeteilten Tatsachenmaterial hingewiesen. Da der zukünftige Nachweis der Erbllichkeit auch gerade der hier in Frage stehenden Merkmale nach allen bisherigen Erfahrungen wahrscheinlich ist, sollten jedenfalls die Bedenken nicht verschwiegen werden, die der »herrschenden« Meinung über Rassenbildung entgegenstehen.

Andererseits wird es hoffentlich deutlich geworden sein, welch großes Arbeitsfeld hier noch vor uns liegt. Was uns fehlt, sind vor allem intensive genetisch-ökologisch-systematische Analysen¹⁰⁹, die aber nicht bei einem beliebigen, günstig erscheinenden Materiale begonnen werden sollten, sondern bei Formengruppen, die es gestatten, gerade die aufgezeigten Probleme zu klären (biologische Regeln, Grenzfälle, ökologische Rassen usw.). Auf diese Weise

¹⁰⁹ Dabei vor allem auch Vitalität und Fertilität zu prüfen: Vgl. N. W. TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* Meigen und *Drosophila funebris* Fabricius. Arch. f. Naturgesch., N. F. 2, 285-290. 1933.

wird wohl das schwache, aber unverkennbare Konvergieren der gegensätzlichen Ansichten, das vor allem in der Erkennung der ökologischen Bedingtheit der geographischen Rassenbildung gegeben ist, in nicht allzu ferner Zeit zu einer Einigung führen zwischen den Genetikern und den Systematikern, Palaeontologen und vergleichenden Anatomen. Denn schließlich pflegt ja von zwei Meinungen, die jahrzehntelang gegeneinander mit guten Gründen verteidigt werden, jede in einem gewissen Umfange recht zu haben, besonders wenn es sich um ein so komplexes Problem handelt wie das der Rassen- und Artbildung.

6. Herr Prof. ALBERT FISCHER (Kopenhagen):

Gewebezüchtung und ihre Beziehung zur allgemeinen Biologie.

(Aus dem Biologischen Institut der Carlsberg-Stiftung, Kopenhagen.)

Die Methode der Gewebezüchtung hat sich im Laufe der 25 Jahre, seit von ROSS G. HARRISON [1] die ersten Anfänge gemacht worden sind, in vielfacher Weise entwickelt.

Die ursprüngliche Methode von HARRISON wird heute oft benutzt und besteht einfach darin, ein Gewebestückchen in Lymphe, Plasma und Ringerlösung als hängende Tropfen-Kultur anzubringen.

Solche Kulturen dienen hauptsächlich zu morphologischen Studien. Es ist einleuchtend, daß eine Analyse der Faktoren, die für die morphologischen und dynamischen Veränderungen der Gewebezellen verantwortlich sind, unter derartigen komplexen Bedingungen nicht gemacht werden kann. Mit Hilfe der modernen Technik der Gewebezüchtung ist es jetzt möglich, die fundamentalen Eigenschaften der verschiedensten Gewebezellen als Reinkulturen, in einem Medium von bekannter Zusammensetzung gezüchtet, zu analysieren. Die »Cytologie nouvelle« von CARREL [2] ist von der klassischen Histologie und Cytologie sehr verschieden. Die neue Cytologie gründet sich darauf, daß man die Morphologie der Zellen bezüglich ihres augenblicklichen Aktivitätszustandes, ihrer besonderen physiologischen Eigenschaften und die physikalisch-chemischen Bedingungen des Milieus studiert. Die Entwicklung einer solchen Wissenschaft hängt ja von der Möglichkeit ab, Gewebezellen in Reinkulturen züchten zu können. Tatsächlich kann man jetzt die meisten Gewebezellen in Kulturen als reine Stämme dauernd züchten: Fibroblasten, Monocyten (CARREL und EBELING [3, 4]), Irisepithelzellen (FISCHER [5]), Schilddrüsenepithelzellen (EBELING [6]), Leberepithelzellen (DOLJANSKI [7]),

Linsenepithelzellen (KIRBY [8]), Gewebsmakrophagen [9], Knorpelzellen (FISCHER [10]), Osteoblasten und Chondrioblasten (DOLJANSKI [11]), Sarkomzellen (FISCHER [12]) und Carcinomzellen (FISCHER [13]).

Schon lange hat man sich mit dem Wachstum der Gewebezellen als Kriterium für die inhärenten Eigenschaften der Zellelemente beschäftigt. Die Messung der Lebensdauer und der Massenzunahme der Kulturen unter bekannten Ernährungsbedingungen dient dazu, gewisse Zelltypen zu unterscheiden. Fibroblasten, die morphologisch identisch sind, aber von verschiedenem Ursprung, können voneinander durch ihre residuale Wachstumsenergie in einem stickstofffreien Medium oder durch ihre Wachstumsgeschwindigkeit bei der Anwesenheit von verschiedenen Mengen embryonalen Gewebesafte unterschieden werden [14].

Die Messung der Wachstumsgeschwindigkeit eines Gewebes ist noch weit davon entfernt, vollkommen zu sein. Die Ausbreitung der Gewebekultur wird als Fläche gemessen. Es handelt sich um die Messung einer Wachstumsbilanz, die, wie EDMUND MAYER [15] sich ausdrückt, aus mehreren verschiedenen Faktoren besteht, die man im einzelnen nur schwer erfassen kann. Man ist nicht imstande, ohne weiteres zwischen Zellvermehrung und Zellwanderung zu unterscheiden.

Es war deshalb von größter Bedeutung neue Methoden zu finden, durch welche partielle Funktionen der Zellen gemessen werden können. Es wird jetzt versucht, bekannte physiologische Meßmethoden auch auf Kulturen anzuwenden. Es handelt sich hierbei um die Messung der Bildung bzw. Aufnahme von Stoffen, die die Gewebezellen an die sie umgebende Luft und an ihr Nährmedium abgeben oder entnehmen. Es hat sich herausgestellt, daß man Stoffwechselversuche mit Reinkulturen verschiedener Gewebezellen anstellen kann. Die Kleinheit der Kultur und die besonderen Bedingungen, die beobachtet werden müssen, um das aktive Wachstum während der Untersuchung in Gang zu halten, die Asepsis, bieten gewiß große technische Schwierigkeiten, die jedoch teilweise schon überwunden sind. Es ist sicher, daß die Klassifizierung der Gewebezellen nach dem Typus ihres Stoffwechsels zu Bedeutung gelangen wird. Mit der Messung verschiedener Partialfunktionen der Zellen haben wir die Möglichkeit, die Wirkung verschiedener Faktoren in erweitertem Umfange zu analysieren, die sich nicht ausschließlich oder sofort in einer Veränderung der

Wachstumsgeschwindigkeit äußert. Vor allem ergibt sich durch diese neuen Untersuchungen, biologische Vorgänge meßbar zu erfassen, die Möglichkeit eines Studiums, die physiologischen Eigenschaften der Zellen mit ihren morphologischen in kausalen genetischen Verbindung zu bringen.

Es ist von großer Wichtigkeit, unsere Versuchsobjekte, die Gewebekulturen, kennen zu lernen. Die explantierten Gewebe müssen als neue, nicht in der Natur vorkommende, biologische Erscheinungen betrachtet werden. Die unbegrenzten Variationsmöglichkeiten der Zellformen, sowie die Struktur der Gewebekolonie und ihre Abhängigkeit von der Struktur des Mediums muß man kennen lernen. Man muß kennen lernen, wie eine Kultur wächst, d. h. die Lokalisation der Zellteilungen usw. Außerdem muß man darüber klar sein, in welchem Grade die explantierten Gewebe sich durch Veränderungen im umgebenden Medium beeinflussen lassen und wieweit die Zellen Eigenschaften besitzen, die von der Veränderung der äußeren Bedingungen völlig unabhängig sind. Die Beherrschung der Technik ist unerlässlich, ehe man sich der Gewebezüchtung als Forschungsmittel bedienen kann. Die Grundlagen der Technik nach dem augenblicklichen Stande sind: Jahrelange Übung und fortgesetzte Arbeit mit Reinkulturen, gleichmäßige Beherrschung des Deckglas- und Flaschenverfahrens und ausgedehnte Anwendung der Messung. In der Hand der Forscher, die an diesen Grundsätzen festgehalten haben, hat sich die Methode der Gewebezüchtung als sehr fruchtbar erwiesen. Man darf nicht vergessen, daß die Gewebezüchtung eine Methode ist und nicht eine besondere intellektuelle Disziplin der experimentellen Biologie.

In diesem Referat werde ich mir erlauben, mich hauptsächlich nur mit allgemeinen biologischen Problemen zu beschäftigen: Wachstum von Zellen und Geweben, Regeneration und Differenzierung.

I.

Statt die Technik der Gewebezüchtung näher zu beschreiben, werde ich mir am Ende des Vortrags erlauben, Ihnen einen Film über die gesamte Technik der Gewebezüchtung zu zeigen.

Die Einführung von CARREL-Flaschen [16] bedeutete eine wesentliche Verbesserung der Züchtungstechnik. Gegenüber der Methode der Züchtung im hängenden Tropfen hat diese den Vorzug, die Züchtungsperiode (d. i. der Zeitraum zwischen zwei

Umsetzungen von einem Medium zum anderen) zu verlängern. Infolgedessen konnte eine Menge neuer Probleme studiert werden, wie Organisations- und Differenzierungsvorgänge. Die Methode beruht darauf, daß das Plasmagerinnsel, das nur als eine passende Stütze für das Anhaften und die Wanderung der Zellen dient, von den eigentlichen Nährsubstanzen der Zellen getrennt ist. Das Gewebe ist in geronnenem Plasma eingebettet und kann unter Erneuerung der sich darüber befindenden flüssigen Phase ununterbrochen eine längere Zeit hindurch wachsen. Dasselbe Züchtungsprinzip wird für Stoffwechselfmessungen nach der Methode WARBURG angewendet. Außer der Messung des Energieumsatzes der Gewebezellen gestattet die Methode chemische Untersuchungen von Stoffen, die die Zellen vom umgebenden Medium aufnehmen und an dieses abgeben. Durch die relativ große Menge des Züchtungsmediums und die Möglichkeit einer ständigen Erneuerung eines Teils des Mediums können die Bedingungen für das Wachstum der Zellen konstant gehalten und kontrolliert werden. Die Wasserstoffionenkonzentration kann gemessen und geregelt werden. Dafür hat CARREL [17] eine Methode angegeben.

Wie ich schon erwähnt habe, dient das Ergebnis der Flächenmessung des Gewebes in der Kultur als Indikator für Stoffe im umgebenden Medium, die das Wachstum hemmen oder beschleunigen. Eine große Fülle von Tatsachen über die nutritiven Verhältnisse der Gewebezellen liegt von CARREL und seiner Schule vor. Das bedeutendste Ergebnis ist wohl die Tatsache, daß Preßsaft aus Gewebezellen und namentlich aus embryonalen Gewebezellen ein lebhaftes Wachstum hervorruft. Ohne Zugabe von embryonalem Gewebesaft wäre die jahrelange Erhaltung der Stämme in Kulturen im hängenden Tropfen nicht möglich. Die Wachstumsperiode (2-3 Tage) in den Deckglaskulturen ist so kurz, und der Eingriff, der für eine Umpflanzung nötig ist, so schwer, daß eine Dauerzüchtung nicht möglich wäre, wenn die Zellen nicht im Laufe dieser kurzen Periode gut gewachsen wären. Im Blutplasma allein wachsen die Zellen nur langsam und spärlich. CARREL und seine Mitarbeiter haben große Reihen von Untersuchungen über den Einfluß von Serum- und Plasma-Fractionen auf das Wachstum, den Einfluß des Alters des plasma- bzw. serumspendenden Tieres, die Wirkung der verschiedensten Fraktionen von Gewebeeextrakten und Abbauprodukten bis zu den Aminosäuren der Eiweißkörper angestellt. CARREL und BAKER [18] haben gefunden, daß die wachstumsbeschleunigende Wirkung an die höheren Abbauprodukte

des Eiweißes, die sogenannten Proteosen, gebunden ist. Obwohl die Proteosen eine große Wirkung haben, können sie doch nicht auf die Dauer den embryonalen Extrakt völlig ersetzen. Die Wachstumsstoffe des Embryonalextraktes sind sehr labil. Nach Schütteln werden sie inaktiv, ebenso nach Erhitzen auf 65° wenige Minuten lang. Filtrieren durch ein BERKEFELD-Filter hält teilweise die wirksamen Stoffe zurück. Die Proteosen sind dagegen völlig stabile Stoffe, die das Kochen vertragen. Daraus läßt sich folgern, daß die wirksamen Stoffe im Embryonalextrakt nicht direkt mit den Proteosen identisch sind.

Normale Gewebezellen produzieren sowohl *in vivo* wie *in vitro* Wachstumsstoffe. Es ist nicht ganz sicher, ob die Zellen erst beim Zerfallen solche Stoffe in Freiheit setzen, oder ob diese ständig während des Lebens an das umgebende Medium abgegeben werden. CARREL [19] hat längst in schöner Weise demonstriert, wie Leukozyten solche Stoffe produzieren, die das Wachstum fixer Gewebezellen befördern. Ich selbst habe beobachtet, wie Krebszellen und normale Gewebezellen sich gegenseitig beeinflussen, wenn sie gemeinsam in einem Kulturmedium wachsen [20]. Zuerst tritt eine Wachstumssteigerung der normalen Gewebezellen ein, wenn die zwei Kolonien sich einander nähern. Danach erscheint plötzlich eine Steigerung des Wachstums der Krebszellenkolonie nach unmittelbarer Berührung der zwei Gewebekolonien. Wir werden später auf die Deutung dieses Vorganges zurückkommen. Vieles weist nämlich darauf hin, daß die aktiven Stoffe, die von den Zellen abgegeben werden und die das Wachstum beschleunigen, eine Art Aktivatoren sind, die die Zellteilung und das Wachstum auslösen.

II.

Die Tatsache selbst, daß ein Fragment aus organisierten Gewebezellen in einem Plasmagerinnsel eingebettet sich allmählich in seine einzelnen Zellelemente auflöst und weiterwächst, ist sehr interessant, und für die Kenntnis der allgemeinen Biologie der Gewebezellen außerordentlich lehrreich. Der Prozeß der Desorganisation, Umgestaltung der Zellen, Proliferation und Zellwanderung verläuft ganz von selbst und ist leicht direkt zu beobachten. Wir können hier die fundamentalsten Vorgänge der Zellsoziologie ohne weiteres sehen, Vorgänge, die für das Studium der Entwicklungsmechanik eine grundlegende Rolle spielen müssen. Der Prozeß ist grundsätzlich nichts anderes als der nunmehr umgekehrte Verlauf der üblichen Entwicklung. Mit einer kleinen

Veränderung in der Technik ist es bis zu einem gewissen Grad möglich, eine Entwicklung, Differenzierung oder Organisation hervorzurufen. Daraus geht, wie ich glaube, deutlich hervor, wie groß die Rolle ist, die die jeweilige Wachstumsintensität der beteiligten Zellen für die Entwicklung eines Organismus spielt. Es ist deshalb von größter Wichtigkeit, Wachstumsvorgänge im allgemeinen auf das genaueste kennen zu lernen.

Bisher ist das Wachstum einer Gewebekultur allein durch ihre Flächenausdehnung angegeben worden. Es ist längst bekannt, daß die Werte nicht der wahren Massenzunahme entsprechen. Die Wachstumsbilanz nach EDMUND MAYER [15] setzt sich aus drei positiven Faktoren zusammen, nämlich Zellvermehrung, Zellvergrößerung und Zellwanderung zum Rande, und aus drei negativen Faktoren, Zelluntergang, Zellverkleinerung und Zellrückwanderung zur Mitte. Von diesen Einzelfaktoren sind die Zellwanderung zum Rande und die Zellvermehrung die wichtigsten. Erst kürzlich habe ich diese beiden Faktoren einer genauen Prüfung unterzogen. Es hat sich dabei herausgestellt, daß nur ordnungsgemäß etwa 5% der gesamten Ausbreitung der Kultur ein reeller Zuwachs ist. Mit anderen Worten gibt die Auswanderung der Zellen aus dem eingesetzten Gewebefragment den größten Beitrag zu dem, was man früher als Wachstum bezeichnet hat. Die Wanderungsgeschwindigkeit der einzelnen Zellen in verschiedenen Stadien der Zuchtungsperiode haben wir durch kinemographische Aufnahmen registriert. Das eigentliche Wachstum durch Zellvermehrung haben wir dementsprechend durch Mitosenzählung und Zählung von Gesamtzellen festgestellt. Eine Kultur verdoppelt ihre Masse unter optimalen Wachstumsbedingungen im Laufe von etwa 48 Stunden. Für die Richtigkeit dieser Zahlen sprechen auch Messungen anderer Art. Wägungen von Kulturen sind von ROLF MEIER [21] und auch von LIPMANN [22] ausgeführt worden. Andererseits wurde der Sauerstoffverbrauch als Maß für die Zunahme von lebenden Zellen von LIPMANN und FISCHER [23] bestimmt. Alle diese Untersuchungen ergeben eine gute Übereinstimmung des Zuwachses der lebendigen Masse mit dem Resultat der Mitosenzählung. Es hat sich herausgestellt, daß die Flächenausdehnung der Kulturen doch ein gut anwendbares Kriterium für das Wachstum ist. Wenn man bedenkt, daß etwa 95% dieser ganzen Ausbreitung durch Zellwanderung geschieht und effektiv nur 5% echtes Wachstum darstellt, so muß man sich fragen, wieso das überhaupt möglich ist. Mit anderen Worten:

man könnte annehmen, daß unter den wachstumsfördernden Stoffen entweder zwei verschiedene sowohl die Zellwanderung als auch die Zellteilung befördern oder daß ein einziger Stoff auf beide Vorgänge wirkt. Eine dritte Möglichkeit ist die, daß Zellwanderung und Zellteilung ein kombiniertes Phänomen sind, und zwar dergestalt, daß der »Wuchsstoff« nur die Zellwanderung und damit eine Auflockerung des Gewebes hervorruft, und die Zellteilung sekundär eine direkte Folge dieser Auflockerung des Gewebes ist. Für diese letzte Auffassung bestehen mehrere Anhaltspunkte.

In früheren Arbeiten [24, 25] haben wir gefunden, daß die Zellteilung größtenteils in der relativ breiten Randzone der Kultur vor sich geht. In dem zentralen Teil der Kultur fehlen Mitosen durchaus, auch wenn die Explantate wenige Stunden, nachdem man sie in das Züchtungsmedium eingesetzt hat, untersucht wurden, und sie infolgedessen nur wenige Stoffwechselprodukte enthalten. Es ist tatsächlich so, daß Zellteilungen nur in der Randzone vorkommen, und daß das eigentliche Wachstum ein Randphänomen ist. Wenn ich bald auf die Untersuchungen über Regeneration in Gewebekulturen zu sprechen komme, werden Sie hören, meine Damen und Herren, daß sich in einer inneren Randzone, wenn man z. B. im Gewebe eine zentrale Wunde anlegt, genau dieselbe Menge Mitosen findet, wie in der äußeren. Nach dem gegenwärtigen Stande der Untersuchungen bin ich ziemlich davon überzeugt, daß die Zellteilungen in der Kultur unmittelbar durch die Auswanderung der Zellen und damit die verbundene Auflockerung des Gewebes zustande kommen. Hieraus würde sich eine gewisse Proportionalität zwischen der Geschwindigkeit der Zellwanderung und Zellteilung erklären.

In welcher Weise die Zellwanderung aus dem Gewebestückchen heraus zustande kommt, und in welcher Weise die Gewebesäfte, Embryonalextrakt, auf die Wanderungsgeschwindigkeit eine Wirkung ausüben, kann ich in diesem Referat nicht näher erörtern. Es ist durchaus möglich, daß die Wirkung des Embryonalextraktes auf die Wanderungsgeschwindigkeit der Zellen durch Erhöhung, bzw. durch Veränderung des Stoffwechsels der Zellen, wie es LIPMANN [22] bei seinen Stoffwechselmessungen beobachtet hat, zustande kommt. Die verstärkte Atmung und Glykolyse und damit z. B. die Ansäuerung des Mediums wäre hierfür eine Erklärungsmöglichkeit. Auch die Veränderungen des Oberflächenspannungspotentials an der Phasengrenze zwischen Gewebezellen

und Medium spielen durch das Vorhandensein von Embryonal-extrakt gewiß eine wichtige Rolle.

Gleichzeitig damit, daß die Gewebezellen einen sehr starken Histiotropismus aufweisen, suchen die Zellen in verschiedenem Grade, abhängig von der jeweiligen Konzentration des Embryonal-extraktes, von der dichteren Population wegzukommen. Es handelt sich hier kaum um besondere, direktive Spanningskräfte von seiten des Kulturmediums, die die Zellen zu zentrifugaler Bewegungsrichtung zwingen. Bei einer zentralen Wunde bewegen sich die Zellen ebenso leicht in zentripetaler Richtung. Explantiert man einzelne Gewebezellen auf die Oberfläche eines Plasma-mediums derart, daß die Zellen vereinzelt auf das Kulturmedium verteilt sind, so erstreben sie eine Wiedervereinigung, die zustande kommt, selbst wenn der Abstand zwischen den einzelnen Zellen relativ groß ist. Ähnliche Versuche über Cytotropismus sind die längst bekannten, die von W. Roux [26] mit Blastomeren ausgeführt worden sind.

Über die Frage der Bedeutung der Polarität der gezüchteten Zellen ist nichts erörtert worden. Ob die isolierten Zellen polar differenzierte Wesen darstellen, ist eine große Frage. Dagegen scheint es weniger zweifelhaft zu sein, daß die Gewebezellen einer Kolonie, selbst aus wenigen Zellelementen zusammengesetzt, Polarität besitzen. Allein durch den Zustand des Kolonielebens machen sich heterogene Umweltbedingungen auf die Zellelemente geltend. Einzelne isolierte Gewebezellen, die durch relativ große Abstände voneinander getrennt und dadurch an einer Vereinigung verhindert sind, teilen sich nicht und gehen allmählich zugrunde [27, 28]. Es scheint, daß ein gewisser heterogener Gleichgewichtszustand der Zellen für das Wachstum und die Vermehrung notwendig ist.

III.

Untersuchungen über allgemeine regenerative Vorgänge an Gewebekulturen haben unsere Kenntnisse über das Wachstum der Gewebezellen in ihrer einfachsten Form erweitert. Als die wichtigsten Ergebnisse sind die folgenden zu bezeichnen:

1. Die Rolle der Grenzphase zwischen Gewebe und zellfreier Außenwelt als auslösender Faktor für die Zellteilung.
2. Die durch Beschädigung der Zellen entstandenen Stoffe können nicht als energieliefernde Produkte, sondern als Wachstumskatalysatoren angesehen werden.

Dank der Entwicklung einer neuen Technik ist es möglich gewesen, Versuche über Regeneration und Differenzierung auszuführen. Mit der üblichen Züchtungstechnik wird Extrakt von embryonalem Gewebe dem Medium zugesetzt und die Zellen proliferieren infolgedessen mit fast maximaler Geschwindigkeit. Wo es gilt, eine Auslösung von Wachstum durch verschiedene Eingriffe nachzuweisen, muß man dafür sorgen, daß das Gewebe gar nicht oder nur langsam wächst. Wir haben dann folgende Technik entwickelt, um das Wachstum zu verlangsamen [29]. Sie beruht im Prinzip darauf, experimentelle Bedingungen zu schaffen, die denjenigen im erwachsenen Organismus nahe kommen. Anstatt den Kulturen in Flaschen Embryonalextrakt zuzusetzen, werden nur die Stoffe zugegeben, die den Zellen eines erwachsenen Organismus zur Verfügung stehen und im Blutplasma vorhanden sind. Die Züchtungstechnik vollzieht sich in zwei alternierenden Phasen: 1. Eine Stunde Waschen mit physiologischer Salzlösung, darauf 3–4stündiges Waschen mit genuinem Plasma, das durch Zusatz einer kleinen Menge Heparin flüssig gehalten wird. 2. Eine Wachstumsperiode in trockenem Gerinnsel, die sich über eine Zeit von 2–3 Tagen erstreckt. Dies kann einige Monate lang fortgesetzt werden, ohne dabei das Gewebe aus dem Züchtungsgefäß zu entfernen. Durch das Waschen mit der Salzlösung wird ein Teil der Stoffwechselprodukte entfernt, und durch das Waschen mit Plasma werden die ausgewaschenen Plasmabestandteile ersetzt. Auf diese Weise war es möglich, Gewebezellen sehr lange, über ein Jahr, zu erhalten. Sie sehen, meine Damen und Herren, daß es doch möglich ist, entgegen früherer Ansicht, Gewebezellen ohne jegliche Kunstprodukte, wie Embryonalextrakt, auf die Dauer züchten zu können. Das Wachstum geht allerdings nur langsam vor sich, wesentlich ist, daß das Gewebe vor häufigen groben Eingriffen wie Ausschneiden und Umsetzen in neue Gefäße, verschont bleibt.

Schneidet man ein Stückchen einer Kultur, die praktisch zu einem Wachstumsstillstand gekommen ist, weg, so wachsen neue Zellen aus und ersetzen den Verlust. Das Ausschneiden geschieht entweder so, daß der mittlere Teil des Gewebes entfernt wird, wodurch eine kreisrunde Lücke entsteht, oder derart, daß man einen Sektor aus der Kultur herauschneidet. Nach einer gewissen Latenzzeit wachsen junge, schlanke und fettfreie Zellen aus den Wundrändern hervor. Hat man einen Sektor aus der runden Gewebezellkolonie herausgeschnitten, so wachsen neue Zellen von den Wundrändern in die Lücke hinein und das Wachstum setzt

sich nun so lange fort, bis die kreisrunde Form der Kolonie wieder erreicht ist. Für diese Wiederherstellung der kreisrunden Gewebekolonie, die Zuheilung *per primam ad integrum*, dachten wir zuerst folgende Erklärung geben zu müssen: Eine Kultur mit einem Sektorausschnitt hat einen größeren äußeren freien Rand als eine unbeschädigte Kultur, und infolgedessen eine größere Wucherungsfläche. Diese Tatsache könnte an und für sich allein erklären, warum das Wachstum nur so lange andauert, bis die kreisrunde Form der Gewebskolonie wieder hergestellt ist. Hiernach sollte die Zuheilung nach demselben Prinzip und mit derselben Geschwindigkeit vor sich gehen, mit der die betreffende Zellkolonie während der Zeit wächst, da die Wunde gesetzt wurde. Dies ist aber nicht ganz zutreffend, denn bei Messungen der Regenerationsgeschwindigkeit hat sich gezeigt, daß diese gegenüber der Wachstumsgeschwindigkeit der ganzen Kultur beschleunigt ist. Verantwortlich für diese Beschleunigung sind die durch die Beschädigung der Zellen in Freiheit gesetzten Wachstumskatalysatoren anzusehen. Untersuchungen haben ergeben, daß bei der Verletzung von Geweben genügende Mengen Substanzen entstehen, deren wachstumsbeschleunigende Wirkung nachzuweisen gelungen ist. Breitet man einige Tropfen physiologische Salzlösung (Tyrodelösung), über eine absichtlich verletzte Kultur aus, so besitzen diese Tropfen jetzt die Fähigkeit, das Wachstum von langsam wachsenden Kulturen zu beschleunigen. Andererseits wird die Regenerationsgeschwindigkeit herabgesetzt, wenn man nach einer Wundsetzung die Kultur mit physiologischer Salzlösung wäscht. Wenn man zwei Hälften einer Kultur unter identischen Bedingungen in der gleichen Flasche züchtet, und die eine Hälfte fortdauernd in der Weise verletzt, daß man, sobald die Wunde zugeheilt ist, eine neue Wunde auf dieselbe Stelle in die Mitte des Gewebes setzt, so wächst, wie die Versuche es gezeigt haben, eben diese Hälfte der Kultur bedeutend schneller als die Vergleichskultur. Was hier vor sich geht, ist nichts anderes, als eine lokale Erzeugung von Gewebeextrakt auf Kosten der betreffenden Zellkolonie. Es ist hieraus zu verstehen, das das Zugrundegehen von Zellen eine Rolle für das Wachstum der gesunden Nachbarzellen spielen muß.

Den Mechanismus des Geschwulstwachstums haben wir von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet. Im Geschwulstgewebe, sowohl *in vivo* wie *in vitro*, gehen ununterbrochen Zellen zugrunde und auf deren Kosten wachsen die überlebenden Zellen weiter. In den Kulturen von Mäuse-Carcinomzellen finden wir tatsächlich

nicht, wie in Kulturen von normalen Gewebezellen, einen Unterschied der Mitosenzahl zwischen der Randzone und der Mitte der Kultur [24]. Denn überall sterben Zellen ab und kleine Substanzverluste entstehen; infolgedessen findet man überall massenhaft Mitosen, trotzdem die Massenzunahme des Carcinomgewebes relativ klein ist. Diesen Grenzphasenfaktor für die Auslösung von Zellteilungen finden wir also auch in Kulturen von bösartigem Gewebe zugleich mit der Abgabe von Wachstumskatalysatoren. Eine Krebszellenkultur ist auch als eine Kultur zu betrachten, die durch das spontane schnelle Absterben der Zellen selbst die Wachstumskatalysatoren in reichem Maße liefert. Zusammenhängend damit ergibt sich, daß die bösartigen Gewebe, die selbst ohne Zugabe von Embryonalextrakt sehr gut wachsen, scheinbar geringe Ansprüche an das Kulturnährmedium stellen.

Sehr wahrscheinlich ist die Vermutung richtig, daß die erwähnten Wuchsstoffe als Wachstumskatalysatoren zu betrachten sind, wie auch aus den früheren Untersuchungen von CARREL und EBELING [30] hervorgeht. Wurde Embryonalextrakt in steigenden Mengen zum Plasmamedium zugegeben, so führte eine Konzentrationssteigerung des Embryonalgewebesafte von 0–10% zu einer größeren Änderung in der Zellaktivität als eine Steigerung von 10–80%.

Über die Natur der wachstumsbeschleunigenden Substanzen, die im Gewebesaft vorhanden sind und von den verletzten Zellen abgegeben werden, wissen wir noch nicht viel. Aus Untersuchungen, die noch im Gange sind, scheint hervorzugehen, daß gewisse Phosphatide, vielleicht Kephalin, eine ähnliche bedeutende Rolle spielt wie für den Mechanismus der Blutgerinnung.

In unserem Versuche über Regeneration in Reinkulturen von Gewebezellen haben wir mit den Regenerationsphänomenen in ihrer unkomplizierten reinen Form zu tun. In einem Organismus dagegen ist die Proliferation durch das Zusammenwirken einer größeren Anzahl von Faktoren bestimmt.

IV.

Wie schon erwähnt, löst sich in der Kultur *in vitro* ein organisierter Gewebekomplex allmählich auf. Die Geschwindigkeit, mit der das Gewebe sich desorganisiert, steigt mit der Proliferationsgeschwindigkeit der Zellen. Mit der Auflösung des Gewebes wandern die Zellen in das Kulturmedium aus, mischen sich untereinander und teilen sich. Alle Zellen sehen nun fast gleich aus. Wir ver-

fügen eben nicht über entscheidende morphologische Merkmale, nach denen diese Zellen ihrer Herkunft nach identifiziert werden könnten. Die Lehre der klassischen Histologie ist immer noch so tief eingewurzelt, daß man die Ergebnisse der Gewebezüchtungsmethode gewaltsam mit ihr in Übereinstimmung zu bringen versucht hat, was unweigerlich zu unrichtigen Schlüssen führen mußte. Wir können schon so viel über die Bedeutung der Morphologie der Zellen für ihre Identifizierung in der Gewebekultur sagen, daß uns weder die Zellform, noch die Architektur des Protoplasmas und Kerns, der GOLGI-Apparat, die Anzahl und Form der Mitochondrien, Neutralrotgranula, Fetttropfen usw. die geringste Möglichkeit einer Klassifizierung geben. Es ist nur möglich, in der Kultur zwei, höchstens drei Gruppen von Gewebezellen zu unterscheiden, und zwar nur durch die Wuchsform ihrer Zellkolonien. Diese Gruppen sind: Mesenchymales Gewebe und Epithelgewebe. Die Wanderzellen von Blut und Gewebe sind als besondere Gruppen schon deswegen abzulehnen, weil sie als Vertreter der gewebebildenden Zellen auftreten können. Wenn wir lediglich einige, in dem Kulturmedium zerstreute Zellen dieser beiden Gruppen betrachten, so ist es nicht mehr möglich, mit den uns zur Verfügung stehenden Methoden eine isolierte Epithelzelle von einer isolierten mesenchymalen Zelle zu unterscheiden. Es ist unverständlich, daß selbst erfahrene Histologen, die sich mit Gewebezüchtung befassen, noch nicht die morphologische Unbeständigkeit der Zellen eingesehen haben.

Wir wissen, daß die Form der Zellen der Gewebekultur von der physikalischen Beschaffenheit des geronnenen Plasmamediums abhängig ist. UHLENHUTH [31] hat schon vor langer Zeit gezeigt, wie sich die Form der Zellen durch die Konsistenz des Plasmamediums verändert. Dies geht noch eindrucksvoller aus den Untersuchungen von PAUL WEISS [32] hervor, welche die Abhängigkeit der Zellform von der Spannung des Mediums zeigen.

Ist nun die Entdifferenzierung der Zellen *in vitro* nur eine scheinbare, durch Verlust akzessorischer morphologischer Merkmale, oder handelt es sich um eine durchgreifende physiologische Differenzierung? Daß die Zellen bei lebhaftem Wachstum gleiche Form annehmen, ist übrigens nicht nur in Kulturen zu beobachten, sondern schon von der Wundheilung und der embryonalen Entwicklung her bekannt. Es muß unsere Aufgabe sein, festzustellen, wieweit die Gewebezellen sich außerhalb des Organismus unter gewissen Bedingungen dedifferenzieren lassen und bei dieser Ge-

legenheit müssen wir ihre Potentialität prüfen. Es ist deshalb von größter Bedeutung, neue Methoden zu finden, durch welche die Gewebezellen nach ihren physiologischen Merkmalen charakterisiert werden können.

Mit PARKER zusammen habe ich Untersuchungen über einige physiologische Eigenschaften morphologisch identischer Gewebezellen verschiedenen Ursprunges angestellt [14]. Es hat sich daraus ergeben, daß verschiedene mesenchymale Zellen, die ihrer Morphologie nach alle als »Fibroblasten« bezeichnet werden konnten, durchaus verschiedene inhärente Wachstumspotenzen besitzen. Von ein und demselben Hühnerembryo wurden Reinkulturen von mesenchymalen Zellen des Schädeldaches, die wir mit Osteoblasten bezeichnet haben, von Gelenkknorpeln, als Chondrioblasten, von quergestreiftem Muskel als Muskelfibroblasten, und vom Herzen als Herzfibroblasten angelegt. Alle Stämme wurden längere Zeit unter identischen Bedingungen gezüchtet. Die residuale Wachstumsenergie aller vier Stämme wurde gemessen, indem diese in einem ausgewaschenen Plasmagerinnsel nur mit Zusatz von Tyrodelösung, einer physiologischen Salzlösung, gezüchtet wurden. Der Größe der residualen Wachstumsenergie nach ordnen sich die vier Stämme in folgender Reihenfolge: 1. Osteoblasten, hiernach kamen 2. die Chondrioblasten, 3. die Muskelfibroblasten und zuletzt die Herzfibroblasten.

Wenn man die Wachstumsgeschwindigkeit der Osteoblasten und Chondrioblasten als Funktion der Konzentration des Embryonalextraktes mißt, beobachtet man eine kritische Konzentration, über die hinaus die Wachstumsgeschwindigkeit der Zellen nicht nur nicht steigt, so wie z. B. bei den Herzfibroblasten, sondern sogar stark abfällt. Dieser kritische Punkt liegt ziemlich niedrig: nämlich in Flaschen bei einem 15proz. Embryonalextraktsgehalt der überstehenden Flüssigkeit. Dieses Merkmal ist so charakteristisch für die Zellen, daß man jederzeit imstande ist, durch diese Prüfung die Osteoblasten oder Chondrioblasten von anderen Fibroblasten zu unterscheiden.

Auf Grund der Erweiterung unserer Kenntnisse der physiologischen Eigenschaften einiger Gewebezelltypen ist es jetzt möglich, die Wechselbeziehung der Zellen untereinander innerhalb eines komplexen Gewebes in verschiedener Weise aufzulösen, denn wir können selbst bestimmen, welche Zellenarten wir zum Überwuchern zwingen werden. Ein Blick auf das Schema des Wachstumsrhythmus einer Mischkultur z. B. von Osteoblasten und Herzfibroblasten

sagt uns gleich, welche Bedingungen wir wählen müssen, um nur ein Wachstum von Osteoblasten oder Herzfibroblasten zu erhalten. Beim Milzgewebe z. B. ist es möglich, vorauszusagen, ob wir Wachstum von Stromazellen oder amoeboiden Zellen bekommen.

Es ist einleuchtend, daß diese Tatsachen für das Studium der Entwicklungsmechanik der Organismen eine große Rolle spielen. Die Gewebezüchtung muß demnach als eine sehr geeignete Methode betrachtet werden, um die Rückbildung von differenzierten Zellelementen willkürlich hervorzurufen und die Potenzen der Zellen zu prüfen. Die Gewebezüchtung erwies sich nicht nur als analytische, sondern auch als synthetische Methode. Eine willkürlich hervorgerufene Verlangsamung oder Beschleunigung der Proliferationsgeschwindigkeit der Gewebezellen führt zur Differenzierung bzw. Entdifferenzierung.

Geht man von einer einheitlichen Zelltype aus, so erweist es sich als möglich, durch Verlangsamung der Proliferationsgeschwindigkeit der Zellen, Kolonien von Gewebezellen zu erzeugen, die aus morphologisch verschiedenen Zellelementen aufgebaut sind [33]. Mit anderen Worten: es ist möglich, ein mannigfaltig zusammengesetztes Gebilde aus einem einheitlich erscheinenden Ausgangsmaterial zu erzeugen. Die Proliferation geht, wie gesagt, fast nur in der peripheren Zone der Kolonie vor sich. In der Richtung von außen nach innen zeigt die Gewebekolonie infolgedessen einen starken Abfall der Proliferationsgeschwindigkeit. In Übereinstimmung hiermit findet man auch große morphologische Unterschiede der betreffenden Zellelemente. So wurde z. B. gefunden, daß Chondrioblasten unter den Bedingungen des unterdrückten Wachstums Knorpeln bilden. Weiter ließ sich zeigen, daß unter denselben Bedingungen Gewebezellen imstande sind, Gewebe und Grundsubstanzen in der Kultur aufzubauen, die normalerweise im Körper von diesen Zellen nicht erzeugt werden [34]. Bei Unterdrückung des Wachstums von Iris-Epithelzellen ist Drüsengewebe oder hornproduzierendes Gewebe entstanden [35, 36]. Es ist ebenso gelungen, Herzfibroblasten in Gegenwart von reinem hyalinen Gelenknorpel, der nicht wächst, weil er von jeder Spur Perichondrium befreit ist, zur Produktion von genuiner Knorpelsubstanz zu veranlassen [34]. Von mehreren Forschern liegen auch Untersuchungen über Differenzierungsvorgänge bei anderen Zellen vor, die mit unserer Methode ausgeführt wurden. DOLJANSKI konnte die Bildung von Pigment [37] in Irisepithelzellen, Glykogen [38] in Leberzellen feststellen. MIHALIK beobachtete die Bildung

von Nervenfortsätzen aus Gehirngewebe. Auch die Umwandlung von Lymphocyten zu Makrophagen und weiter zu Fibroblasten, die von MAXIMOW [39], CARREL und EBELING [4] und von mir [40] beschrieben ist, scheint auch durch verlangsamte Proliferationsgeschwindigkeit der Zellelemente begünstigt zu werden.

Die experimentellen Tatsachen haben uns gezeigt, daß Differenzierung und Organisation anfangen, sobald die Teilungsgeschwindigkeit herabgesetzt wird.

Alle diese Versuche sind natürlich erst Anfänge, die dazu dienen sollen, die Gesetze der Zellsoziologie kennen zu lernen. Die fortschreitende Entwicklung der Methodik wird sicher ein großes und neues Tatsachenmaterial fördern.

Wenn zwei Reinkulturen verschiedener Gewebetypen so angesetzt werden, daß sie allmählich zusammenwachsen, findet eine Organisation und Differenzierung des Gewebes statt. Epithel ordnet sich in Drüsen und produziert Hornsubstanz. Myoblasten und Chondrioblasten ordnen sich in ein großmaschiges Gewebe aus Zellkonglomeraten, das gewisse Ähnlichkeit mit Herzgewebe hat. Bei dieser Organisation der Zellen in Mischkulturen spielen die Unterschiede zwischen den verschiedenen inhärenten Wachstumsrhythmen der Gewebekomponenten eine Hauptrolle.

Man kann nur mit Vorsicht zusammenfassend sagen, daß in dem Studium der Zellenmorphologie vorläufig keine ausreichende Methode zur Klassifizierung der Zellen inbegriffen ist. Es geht aus den Züchtungsversuchen hervor, daß die Proliferation eine weitgehende Entdifferenzierung der Zellen mit sich bringt und sie als bisher einzige Charaktereigenschaft unterschiedliche Wachstumsrhythmen aufweisen. Bisher ist es experimentell nicht gelungen, eine Gleichschaltung der Proliferationsgeschwindigkeit aller Zellen zu bewirken. Wir sind daher geneigt, anzunehmen, daß ein frühzeitiges Auftreten einer Heterochronie der Keimzelelemente für alle späteren Entwicklungs- und Differenzierungsvorgänge kausal maßgebend ist [41].

Zum Schluß sollen nur kurz Versuche über Selbstdifferenzierung außerhalb des Organismus erwähnt werden. Hierzu ist zu bemerken, daß es sich weniger um Gewebekulturen, als um ein Überleben relativ größerer komplexer Gewebestückchen handelt, die unter mehr oder weniger schlechten Wachstumsbedingungen, zum größten Teil unbewußt, aus mangelhafter Technik entstanden. Gerade diese Bedingungen begünstigen, wie Sie gehört haben, die Differenzierungsvorgänge.

Schon 1884 hat W. ROUX [42] an ausgeschnittenen Teilen des Hühnerembryos in einer Salzlösung die Weiterentwicklung der Medullarplatte zum Nervenrohr beobachtet. BORN hat gefunden, daß kleine Körperstückchen von Amphibienlarven in Wasser sich mit Epithel bedecken, einige Zeit weiter wachsen und die Fähigkeit der Selbstdifferenzierung besitzen. BRAUS fand, daß Stückchen von Amphibienlarven mehrere Monate weiterleben können und gelegentlich Flimmerepithel entwickeln. Ähnliche Untersuchungen sind von OPPEL [43], OSOWSKI [44], HOLMES [45] und anderen angestellt worden.

FILATOW [46] beobachtete, daß sich aus dem explantierten Augenkeim im Neuralstadium *in vitro* kein Augenbecher entwickelt. Dagegen verwandelt sich bei Explantation kurz nach Schluß der Nervenrinne der viskale Teil des Augenkeims in einem kompletten Augenbecher. Das ihn bedeckende Epithel produziert eine Linse. Nach STRANGWAYS und FELL [47] hat das Auge des Hühnerembryos die Fähigkeit der Selbstdifferenzierung *in vitro*.

MAXIMOW [48] hat Teile von Kaninchenembryonen explantiert und beobachtete, wie rudimentäre Milchdrüsen und Haarfollikel gebildet werden können. Die sympathischen Ganglien können eine bedeutende Entwicklung zeigen.

OLIVO [49] züchtete die Anlage des embryonalen Hühnerherzens *in vitro*, bevor deren histologische und funktionelle Differenzierung stattgefunden hatte, und konnte eine Selbstdifferenzierung, Bildung von Myofibrillen und das Zustandekommen der kontraktilen Aktivität verfolgen.

FELL [50] studierte die Verknöcherung der Extremitätenanlage des Hühnerembryos *in vitro* und führte dabei gemeinsam mit ROBISON [51] Untersuchungen über die Bedeutung der Phosphatase für den Ossifikationsprozeß aus.

HOLTFRETER [52, 53] isolierte Teile des jungen Amphibienkeimes und züchtete sie in einem anorganischen Medium, einer abgeänderten Ringerlösung. Die Züchtung erfolgte unter aseptischen Kautelen in kleinen Glasschälchen. Alle Stadien von der Morula bis zu den jungen Larven wurden gezüchtet. Es konnte die vollständige Differenzierung kleiner Gruppen isolierter Morula- oder Blastulazellen, wie die Weiterentwicklung älterer Explantate verfolgt werden. Es wurde festgestellt, daß die verschiedenen Gewebe sich in dem Rhythmus weiterdifferenzierten, den sie von dem Organismus mitbekommen hatten.

WADDINGTON [54, 55] führte Untersuchungen über Induktion an Hühner- und Entenembryonen *in vitro* aus. Die Methode bestand darin, das Blastoderm an der Oberfläche eines Plasmagerinnsels in einem Uhrglas anzubringen, das in einer PETRI-Schale aufbewahrt war.

Am Ende meiner kurzen Darstellung angekommen, möchte ich noch bemerken, daß ich, wie Ihnen, meine Damen und Herren, nicht entgangen sein dürfte, meine Aufgabe besonders darin sah, die Beziehung der Gewebezüchtung zu einem allgemeinen und greifbaren Problem, wie dem Wachstum, zu behandeln. Überblicken wie die mitgeteilten Untersuchungen, so geht daraus vor allem hervor, daß Wachstum und Organisierung in der Gewebekultur nach den gleichen Prinzipien wie im Organismus verläuft. Das Studium solcher Probleme an Gewebekulturen bietet den großen Vorteil, eine ganze Reihe von Faktoren überblicken und beherrschen zu können, was bei dem Studium der gleichen Probleme im Organismus unmöglich ist. Dazu kommt, was von ungeheurer Wichtigkeit ist, daß zuverlässige Kontrolluntersuchungen jederzeit in beliebiger Menge und Weise ausgeführt werden können.

Es ist mir sehr lieb, an dieser Stelle für die ehrenvolle Einladung, ein Referat auf der 35. Versammlung der Deutschen Zoologen zu halten, meinen herzlichsten Dank aussprechen zu dürfen. Und es war mir eine besonders große Freude, der freundlichen Einladung nachzukommen, um so mehr, als ich die sechs schönen Arbeitsjahre, die ich als Gast dieses Landes an dem Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie verbracht habe, noch in frischer, liebevoller Erinnerung trage.

Literatur.

1. HARRISON, R. G., P. Exper. Biol. and Med. **4**, 140. 1906-07; J. Exper. Zool. **10**, 63. 1911.
2. CARREL, A., CR. Soc. Biol. Paris **96**, 1198. 1927.
3. CARREL, A., J. Exper. Med. **20**, 1. 1914.
4. CARREL, A. u. EBELING, A. H., J. Exper. Med. **36**, 365.
5. FISCHER, A., J. Exper. Med. **35**, 367.
6. EBELING, A. H., J. Exper. Med. **41**, 337.
7. DOLJANSKI, L., CR. Soc. Biol. Paris **101**, 754. 1929.
8. KIRBY, D. B., J. Exper. Med. **45**, 1009. 1927.
9. CARREL, A., CR. Soc. Biol. Paris **94**, 1345. 1926.
10. FISCHER, A., J. Exper. Med. **36**, 379. 1922.
11. DOLJANSKI, L., Z. Zellf. Mikro. Anat. **8**, 789. 1929.
12. FISCHER, A., CR. Soc. Biol. Paris **1181**. 1924.
13. FISCHER, A., Z. Krebsforsch. **25**, 89. 1927.
14. PARKER, R. C. u. FISCHER, A., P. Exper. Biol. a. Med. **26**, 580. 1929; PARKER, R. C., Arch. exper. Zellforsch. **8**, 340. 1929.
15. MAYER, E., Arch. exper. Zellforsch. **10**, 221. 1931.
16. CARREL, A., J. Exper. Med. **38**, 407. 1923.

17. CARREL, A., CR. Soc. Biol. Paris **102**, 639. 1929.
18. CARREL, A. u. BAKER, L., J. Exper. Med. **44**, 503. 1927.
19. CARREL, A., Physiol. Rev. **4**, 1. 1924.
20. FISCHER, A., LASER, H. u. MEYER, H., Z. Krebsforsch. **29**, 27. 1929.
21. MEIER, R., Bioch. Z. **231**, 247 u. 253. 1931.
22. LIPMANN, F., Bioch. Z. **244**, 177. 1932.
23. LIPMANN, F. u. FISCHER, A., Bioch. Z. **244**, 187. 1932.
24. FISCHER, A. u. PARKER, R. C., Brit. J. Exper. Pathol. **10**, 312. 1929.
25. FISCHER, A., Virchows Arch. **279**, 94. 1930.
26. ROUX, W., Arch. Entwicklungsmech. **1**, 161. 1894 u. **3**, 127. 1896.
27. FISCHER, A., J. Exper. Med. **38**, 667. 1923.
28. FISCHER, A., Acta pathol. et microbiol. Scand. **7**, 1. 1925.
29. FISCHER, A. u. PARKER, R. C., Arch. exper. Zellforsch. **8**, 325. 1929.
30. CARREL, A. u. EBELING, A. H., J. Exper. Med. **34**, 317. 1921.
31. UHLENHUTH, E., J. Exper. Med. **22**, 76. 1915.
32. WEISS, P., Arch. Entwicklungsmech. **116**, 438. 1929.
33. FISCHER, A. u. PARKER, R. C., Arch. exper. Zellforsch. **8**, 297. 1929.
34. FISCHER, A., Arch. Entwicklungsmech. **125**, 203. 1931.
35. EBELING, A. H. u. FISCHER, A., J. exper. Med. **36**, 285. 1922.
36. FISCHER, A., J. Exper. Med. **39**, 585. 1924.
37. DOLJANSKI, L., CR. Soc. Biol. Paris **105**, 343. 1930.
38. DOLJANSKI, L., CR. Soc. Biol. Paris **105**, 504. 1930.
39. MAXIMOW, A., Arch. Mikro. Anat. **97**, 283. 1923.
40. FISCHER, A. CR. Soc. Biol. Paris **92**, 109. 1925.
41. FISCHER, A. u. MAYER, E., Die Naturwissenschaften **19**, 849. 1931.
42. ROUX, W., Gesammelte Abhandlungen S. 247. 1895.
43. OPPEL, A., Arch. Entwicklungsmech. **35**, 371. 1912.
44. OSOWSKI, H., Arch. Entwicklungsmech. **38**, 574. 1914.
45. HOLMES, S. J., Biol. Bull. **3**, 204. 1914.
46. FILATOW, D., Arch. Entwicklungsmech. **107**, 575. 1926.
47. STRANGEWAYS, T. u. FELL, H. B., P. Roy. Soc. London **100**, 273. 1926.
48. MAXIMOW, A., Contr. to Embryol. **80**, 47. 1925.
49. OLIVO, O. M., Verh. d. Anat. Ges. **37**, 108. 1928.
50. FELL, H. B., Arch. exper. Zellforsch. **7**, 390. 1928.
51. FELL, H. B. u. ROBISON, R., Bioch. J. **23**, 767. 1929.
52. HOLTRETER, J., Arch. Entwicklungsmech. **117**, 421. 1929 u. **124**, 404. 1931.
53. HOLTRETER, J., Verh. Deutsch. Zool. Gesellsch. **34**, 158. 1931.
54. WADDINGTON, C. H., Arch. Entwicklungsmech. **128**, 502. 1933.
55. WADDINGTON, C. H. und SCHMIDT, G. A., Arch. Entwicklungsmech. **128**, 522. 1933.

7. Herr Prof. CURT KOSSWIG (Braunschweig):

Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen IV.

In einer kürzlich erschienenen Arbeit (Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen III, Arch. Entwicklungsmech., Bd. 128, S. 393–445) konnte ich mitteilen, daß bestimmte Farbgene (*Dr* und *R*) des *Platyopocilus maculatus* und das Gen *Mo*, das wahrscheinlich von der Species *Xiphophorus Montezumae* stammt, in einer überwiegend zur Species *Xiphophorus Helleri* gehörigen Erbmasse als relative, weibliche Geschlechtsrealisatoren wirken. Die Geschlechtsbestimmung verläuft bei *Xiphophorus Helleri* und solchen Bastarden bzw. Bastardnach-

kommen, die das Plasma und mindestens ein Genom von *Xiphophorus Helleri* besitzen, phänotypisch. Man beobachtet bei diesen Fischen dann, wenn sie keinen der genannten Farbfaktoren besitzen, in der Regel ein Überwiegen der Männchen. Da wir nun bereits aus den Untersuchungen von ESSENBERG wissen, daß die überwiegende Mehrzahl der neugeborenen *Xiphophori* eine protogyne Phase durchläuft und erst allmählich die für die Erwachsenen charakteristische Zahl von Männchen hergestellt wird, ließ sich folgende Arbeitshypothese aufstellen: Zu dem Zeitpunkte, zu dem sich die Fische der hier zu betrachtenden Generationen auf einem noch indifferenten oder protogynen Differenzierungsstadium befinden, machen die oben genannten Farbfaktoren ihre Wirksamkeit irgendwie in der Weise geltend, daß die Reaktionsbereitschaft des betreffenden Fisches für vermännlichende Außeneinflüsse gehemmt wird. Diese Annahme lag um so näher, als nach Untersuchungen von GORDON für den Faktor *R* und von mir für den Faktor *Dr* des *Platypoecilus maculatus* bekannt war, daß diese bei der genannten Art sich erst nach Eintritt der endgültigen geschlechtlichen Differenzierung im Phänotypus manifestieren (bei *Platypoecilus* werden die Jungfische mit einer geschlechtlich differenzierten Gonade geboren, wie es bei einem strengen Gonochoristen mit genotypischer Geschlechtsbestimmung zu erwarten ist). Wenn man dagegen die genannten Farbfaktoren mit einer überwiegend zu *Xiphophorus* gehörenden Erbmasse kombiniert, werden sie nicht nur in ihrer Wirkung gesteigert, wie ich es früher bereits beschrieben habe, sondern außerdem in ihrer phänotypischen Manifestierung auf ein früheres Entwicklungsstadium verlegt. So werden Bastarde und Rückkreuzungsfische mit *Xiphophorus*, die das Gen *R* besitzen, bereits intensiv rotgefärbt geboren, während bei *R-Platypoecilus* die Färbung erst 10 Tage nach der Geburt erscheint. *Dr-Platypoecilus* können nach meinen Beobachtungen frühestens 20 Tage nach der Geburt als solche erkannt werden, bei Rückkreuzungsfischen von *Dr-Bastarden* mit *Xiphophorus* läßt sich bei den *Dr-Individuen* das erste Erscheinen der roten Farbe 1–2 Tage nach der Geburt beobachten. Da man außerdem höchst wahrscheinlich machen kann, daß nicht mit dem Faktor *R*, *Dr* oder *Mo* gekoppelte Gene für das zugunsten der Weibchen veränderte Geschlechtsverhältnis in den roten Farbklassen verantwortlich zu machen sind, habe ich, wie oben erwähnt, diese Gene als relative weibliche Geschlechtsrealisatoren bezeichnet. Die Berechtigung zu dieser Anschauung mußte durch die Untersuchung der Gonaden jugendlicher

Rückkreuzungsfische erwiesen werden. Mit Hilfe meiner Frau habe ich insgesamt 273 Rückkreuzungsfische in einem Alter zwischen 0 und 9 Tagen histologisch untersucht. Die Ergebnisse der Untersuchung sind in der Tab. 1 zusammengestellt.

Tabelle 1¹

	Bunte			Graue		
	♂	In-differente	♀	♂	In-differente	♀
Erwachsene . . .	33,0%	—	67,0%	68,5%	—	31,5%
0-1 Tag . . .	—	22,5%	77,5%	4,0%	40,0%	56,0%
4-9 Tage . . .	1,5%	12,5%	86,0%	12,5%	26,0%	61,0%

Wie aus der Tabelle¹ ersichtlich ist, besteht bei den grauen Fischen unter den Erwachsenen ein Geschlechtsverhältnis, daß dem von vielen Autoren für *Xiphophorus* beschriebenen entspricht. Unter den rotgefärbten erwachsenen Fischen dagegen ist das Geschlechtsverhältnis nahezu invertiert. Insgesamt standen zur Zählung der Geschlechterproportionen bei den Erwachsenen 6100 Fische in den verschiedenen Stämmen zur Verfügung. Aus den gleichen Stämmen stammen nun die Jungfische, die wir histologisch untersucht haben. Bei der Betrachtung der Grauen im Alter von 0-1 Tag ist die hohe Weibchenzahl neben vielen Indifferenten und nur 4% Männchen auffallend. Die Zahlen entsprechen angenähert den von ESSENBERG früher beschriebenen. Jedenfalls ist der Prozentsatz an Weibchen unter diesen Jungfischen viel zu hoch gegenüber dem, der bei den Erwachsenen beobachtet wird. Die grauen Jungfische im Alter von 4-9 Tagen zeigen ein Ansteigen der Weibchen auf 61%. Daraus muß man wiederum schließen, daß ESSENBERGS Annahme richtig ist, nach der nur wenige Jungfische direkt die männliche Entwicklung einschlagen, die meisten grauen Männchen aber zunächst eine protogyne Phase durchlaufen. Bei den rotgefärbten Geschwistern der hier untersuchten grauen Jungfische ist von Anfang an die Zahl der Weibchen größer als in der grauen Farbklasse. Dies kann darauf zurückgeführt werden, daß gekoppelt mit dem roten Farbfaktor ein Gen des *Platypoecilus* vererbt wird, das eine beschleunigte Differenzierung der Gonade bedingt, wobei aber trotzdem der *Xiphophorus*-Typus der Geschlechtsbestimmung eingehalten wird. Bei den 4-9tägigen bunten Jungfischen treten dann neben einem

¹ Ich beschränke mich auf die Mitteilung der Gesamtzahlen aus verschiedenen Zuchten. Die Auswertung im einzelnen soll der ausführlichen Arbeit vorbehalten bleiben.

Männchen 86% Weibchen auf. Auch bei den bunten Jungfischen ist also das Überwiegen der Weibchen ein viel zu großes und man muß schließen, daß noch ein erheblicher Teil von ihnen sich in Männchen umdifferenzieren kann. Jedoch muß deren Zahl verhältnismäßig viel geringer sein als unter den grauen Geschwistern, bei denen diese Umwandlung juveniler Weibchen in Männchen viel leichter erfolgt als bei den roten Tieren. Auf Grund der oben bereits geschilderten Eigentümlichkeiten in der Manifestierung der roten Farbfaktoren und des Ergebnisses der histologischen Untersuchung der Jungfische ist die Aufstellung der Arbeitshypothese weiterhin als berechtigt erwiesen, nach der die roten Farbfaktoren, zu dem Zeitpunkte, zu dem bei *Xiphophorus* eigentlich erst das endgültige Geschlechtsverhältnis hergestellt wird, hemmend auf eine männliche Umdifferenzierung einwirken. Die Farbgene verhalten sich also so, wie CORRENS sich die wahrscheinlichste Wirkungsweise der Geschlechtsrealisatoren vorstellte: Sie hemmen die Realisation der entgegengesetzten geschlechtlichen Potenz. Nun wirken allerdings die genannten Farbgene nicht absolut, sondern nur in einem bestimmten Prozentsatz der Fälle hemmend auf die männliche Differenzierung. Doch muß man bedenken, daß wenigstens bei den Rückkreuzungsfischen mit *Xiphophorus* die Zahl sonst noch vorhandener *Platyopocilus*gene teilweise beträchtlich sein kann, die eine entgegengesetzte Wirkung ausüben und fördernd für die Realisation männlicher Potenzen sind. Ich habe bereits an früherer Stelle mitgeteilt, daß in Generationen, deren durchschnittlicher Reichtum an *Xiphophorus*-Erbmasse größer ist als der der hier beschriebenen Rückkreuzungsgenerationen, die Zahl der roten Männchen noch weitergehend verringert ist, so daß die Möglichkeit besteht, daß man die genannten Farbgene zu absoluten, weiblichen Geschlechtsrealisatoren machen kann, wenn man die *Xiphophorus*-Erbmasse weiterhin vermehrt. Voraussetzung für diesen Versuch ist allerdings, daß die Fertilität der roten Rückkreuzungsfische eine bessere ist als in den bisherigen Versuchen.

Herrn Professor Dr. von UBISCH bin ich für die Gastfreundschaft zu Dank verpflichtet, mit der er meiner Frau die Möglichkeit zur Fortsetzung der Untersuchung im Zoologischen Institut in Münster gab, meiner Frau habe ich für ihre Mitarbeit und der Behrens-Stiftung in Hannover für ein mir gewährtes Stipendium zu danken.

8. Herr Prof. H.-A. STOLTE (Tübingen):

Ueber die zelluläre Grundlage geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei *Stylaria lacustris* L. (Blastocytenstudien II).

Mit 6 Abbildungen.

In jüngster Zeit ist durch eine Anzahl Arbeiten deskriptiven und experimentellen Charakters (STOLTE¹, STONE^{2, 3}, ZHINKIN⁴) der Nachweis erbracht worden, daß die sog. Neoblasten, die freien embryonalen Zellen der Oligochaeten, Träger der ungeschlechtlichen Fortpflanzung und des regenerativen Geschehens sind. Sie wandern nämlich in die Körpergewebe ein, embryonalisieren diese und geben so den Anstoß zu der Gewebeneubildung innerhalb der Zone oder im Regenerat.

Anderseits haben embryologische Untersuchungen von IVANOFF⁵, MEYER⁶ und PENNERS^{7, 8} ergeben, daß bei den Oligochaeten frühzeitig Urkeimzellen nachzuweisen sind und daß eine Keimbahn besteht. PENNERS nimmt sogar an, daß eine Keimbahn nur dort fehlt, wo Regeneration der Geschlechtsorgane nachgewiesen ist. Das gilt bisher für *Stylaria* (JANDA⁹), *Lumbriculus* (WEITZMANN¹⁰), *Rhynchelmis* (JANDA¹¹) und *Criodrilus* (JANDA¹²). IVANOFF lehnt die Identität der Urkeimzellen und Neoblasten von vornherein ab, da die Ähnlichkeit beider Zellarten nur auf dem gleichen undifferenzierten Zustande und der gleichen Bewegungsweise beruhe.

Bei dieser Sachlage waren weitere Aufschlüsse am ehesten dort zu erreichen, wo beide Fortpflanzungsweisen nebeneinander vorkommen, bei den Naididen. In dieser Gruppe ist *Stylaria lacustris* unstreitig das günstigste Objekt. Unter natürlichen Bedingungen und im Experiment beobachtet man nämlich bei dieser Form den größten Prozentsatz geschlechtlicher Exemplare neben ungeschlechtlichen. Infolge der großen Wachstumsenergie existieren bei einer *Stylaria* neben den ausgebildeten Geschlechtsorganen auch

¹ H. A. STOLTE, Z. wiss. Zool. **143**. 1933.

² STONE, J. Morphol. **53**. 1932.

³ STONE, J. Morphol. **54**. 1933.

⁴ ZHINKIN, Zool. Anz. **100**. 1932.

⁵ IVANOFF, Z. Morphol. Ökol. **10**. 1928.

⁶ MEYER, Z. wiss. Zool. **133**. 1929.

⁷ PENNERS, Z. wiss. Zool. **134**. 1929.

⁸ PENNERS, Z. wiss. Zool. **137**. 1930.

⁹ JANDA, Zool. Jahrb. Physiol. **43**. 1927.

¹⁰ WEITZMANN, Zool. Anz. **78**. 1928.

¹¹ JANDA, Zool. Anz. **59**. 1924.

¹² JANDA, Arch. Entw.-Mech. **33**, **34**. 1912.

Teilungszonen, ein Umstand, der für die vorliegende Untersuchung besonders vorteilhaft war.

Über die Gesamtorganisation ist vor auszuschicken, daß das Einzelindividuum einer *Stylaria* aus einem Kopfteil und einem Rumpfteil besteht. Der erstere geht aus dem hinteren Abschnitte der Teilungszone hervor, der letztere ist immer älter als der erstere und entsteht durch das kontinuierliche Wachstum am Hinterende des Wurmes, bzw. in dem vorderen Teile der Zone. Im letzten

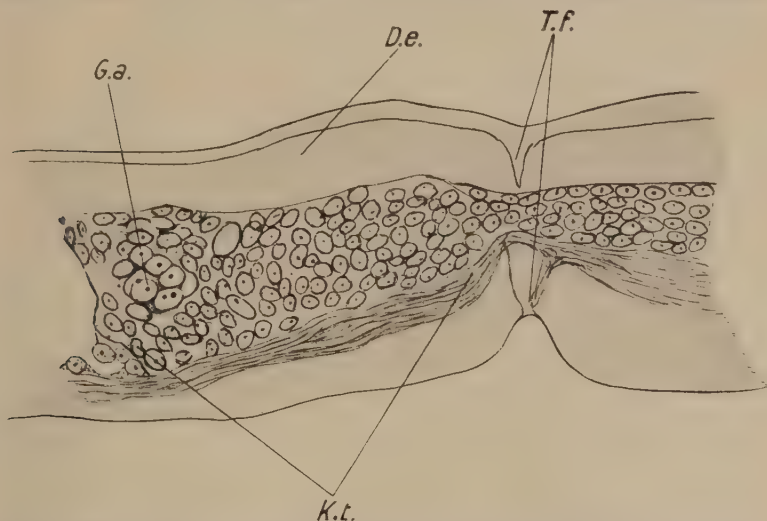


Abb. 1. *Stylaria lacustris* L. Längsschnitt durch die ventrale Region einer jungen Teilungszone. 450 \times . D.e. Darmepithel, G.a. Gonadenanlage, K.t. Kopfteil der Zone, T.f. Trennungsfurche der Zone. Abb. 1-5: Flemmingfixierung, Eisenhämatoxylin-Chromotrop.

Abb. 1, 2, 4 halbschematisch.

Segmente des Kopftheiles liegen zwei Hoden, im ersten Rumpfsegmente die beiden Ovarien. Aber bei einem Grade der Entwicklung des geschlechtlichen Zustandes, der durch Clitellum usw. äußerlich zu erkennen ist, findet man die Gonaden nicht mehr an ihrem Entstehungsorte, sondern sie sind in einen Ei- und Samensack aufgenommen worden.

Da aber nur die erste Anlage der Gonaden uns Aufschluß über die Beziehungen der Keimzellen zu den Neoblasten geben kann, war es besonders günstig, daß auch bei den Geschlechtstieren noch Teilungszonen vorkamen, innerhalb derer die Hodenanlagen wiederum an der hinteren Grenze des Kopftheiles, die Anlagen der Ovarien im ersten Rumpfsegment zu erwarten waren. So können also in einer geschlechtlichen *Stylaria* mit einer oder zwei Teilungszonen 2 bzw. 3 Gonadenanlagen verschiedenen Alters liegen.

In einem Längsschnitt (Abb. 1) durch eine ganz junge Teilungszone findet man tatsächlich an der Grenze von Kopfteil und Rumpfteil in dem ersteren eine Gruppe größerer Zellen. Bei stärkerer

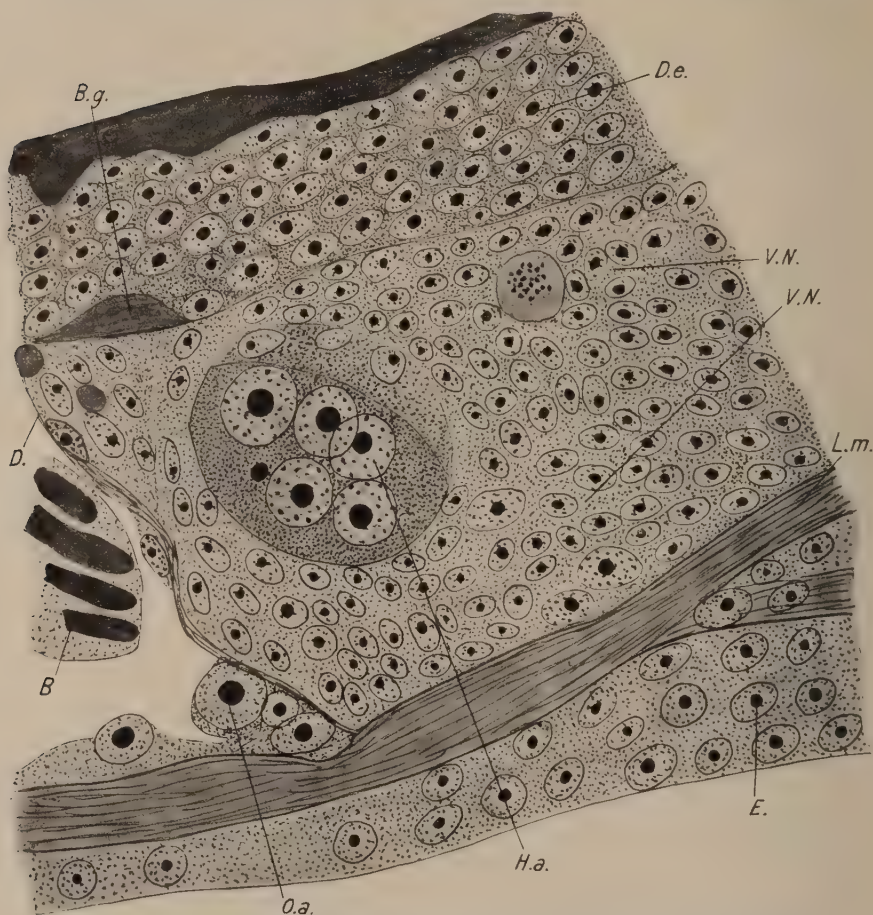


Abb. 2. *Stylaria lacustris* L. Längsschnitt durch die ventrale Region einer jungen Teilungszone, stärker vergrößert. 1010 \times . B. Borstenbündel, B.g. Blutgefäß, D. Dissepiment, D.e. Darmepithel, E. Epidermis, H.a. Hodenanlage, L.m. Längsmuskeln, O.a. Ovarialanlage, V. N. vegetative Neoblasten und ihre Abkömmlinge.

Vergrößerung (Abb. 2) ist der Neoblastencharakter der Zellen deutlich zu erkennen. Nach Flemmingfixierung zeichnet diese Zellen ein dunkles Plasma aus, der Nucleolus ist besonders groß. Die daneben liegenden Abkömmlinge der vegetativen Neoblasten sind viel kleiner.

Außerdem fallen jenseits des Dissepimentes, also im Rumpfteil, einige große Zellen auf, die ich als die erste Anlage eines Ovarium ansehe.

Der Entwicklungszustand der Hoden ist dem der Ovarien immer voraus, es liegt also protandrischer Hermaphroditismus vor.

Die Struktur- und Größenverhältnisse der Urkeimzellen unterscheiden sie ganz wesentlich von den normalen Neoblasten der Teilungszone. Um ihre gemeinsame Herkunft überzeugend darzulegen, muß man auf jugendlichere Stadien zurückgehen. Wir



Abb. 3a-c. a) Neoblasten, fern von den Genitalsegmenten, b) auf der Wanderung zur Gonadenanlage (gleichzeitig größte Form vegetativer Neoblasten), c) Neoblasten in nächster Nähe der Gonadenanlage, 1010 \times .

können in einer geschlechtlichen *Stylaria* den Wandel, dem die Neoblasten unterworfen sind, gut verfolgen, wenn wir diese in verschiedenem Abstände von den Geschlechtssegmenten betrachten.

Fern von diesen Segmenten sind die Neoblasten flach und gestreckt, der Kern ist entweder durch einen Nucleolus fast ganz ausgefüllt oder enthält ein liches Gerüstwerk (Abb. 3a). Je näher wir aber der Geschlechtsregion kommen, um so größer werden die Neoblasten und um so mehr häufen sie sich auf.

Sie erreichen dabei eine Größe, die von vegetativen Neoblasten nicht mehr überschritten wird. Die Abb. 3b entspricht also den größten bei *Stylaria* vorkommenden somatischen Neoblasten. In Abb. 3c haben wir Formen vor uns, die nur noch in Geschlechtstieren beobachtet werden und als Weiterbildung von der somatischen

zur generativen Form dieser Zellen angesehen werden müssen. Wenn wir die Zellen dieser letzten Abbildung mit einer Urkeimzelle (Abb. 4) vergleichen, so besteht bezüglich der Größe und der Struktur der Zellen kein Unterschied.

Es ist also festzustellen, daß sich innerhalb der in der Teilungszone angesammelten Neoblasten die Urkeimzellen herausdifferen-

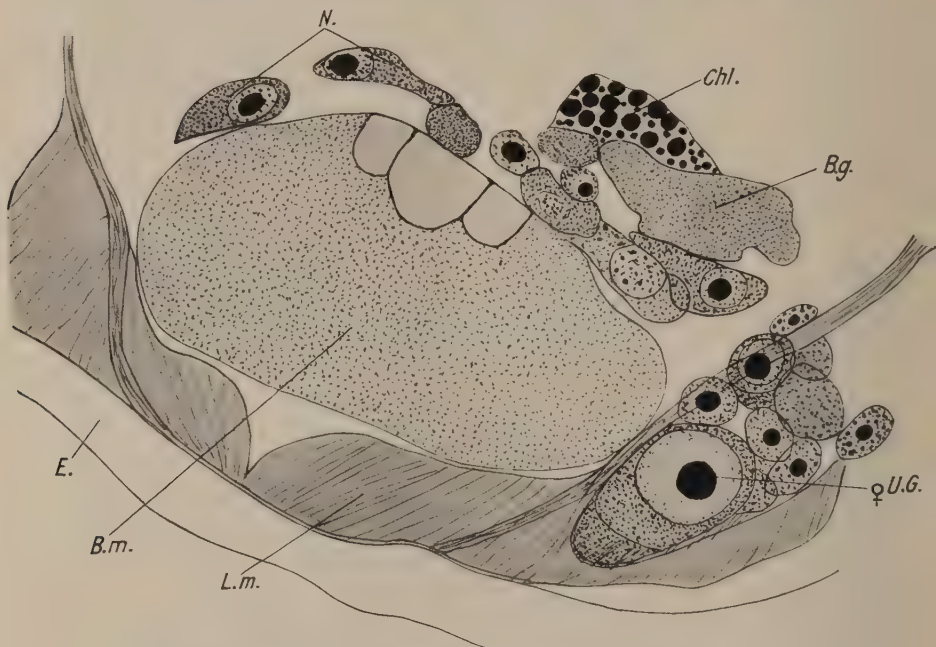


Abb. 4. Querschnitt durch ein Genitalsegment mit ♀ Urkeimzelle (U.g.). 1010 ×.
B.m. Bauchmark, B.g. Blutgefäß, Chl. Chloragogen, E. Epidermis, L.m. Längsmuskeln,
N. Neoblasten.

zieren, die Ursamenzellen innerhalb der Zone selbst, die Ureizellen in dem benachbarten ersten ausgebildeten Segment.

Hoden und Ovarien sind frühzeitig an ihrer besonderen zellulären Struktur zu unterscheiden. Die Spermatogonien (Abb. 5a) besitzen riesige Nucleolen in einem Kernplasma, das relativ dunkel ist, die Oogonien (Abb. 5b) fallen dagegen durch ihr lichtes Kernplasma mit einem regelmäßigen Kerngerüst auf, ihr Nucleolus ist kleiner.

Darauf hingewiesen sei schließlich, daß die Bildung des Ovarium so verläuft, daß in seinem distalen Teile sich eine Rosette bildet, die später als Teilovarium (Abb. 5c) sich ablöst. Ihm liegen Peritonealzellen an, mit denen es in den Eisack übernommen wird,

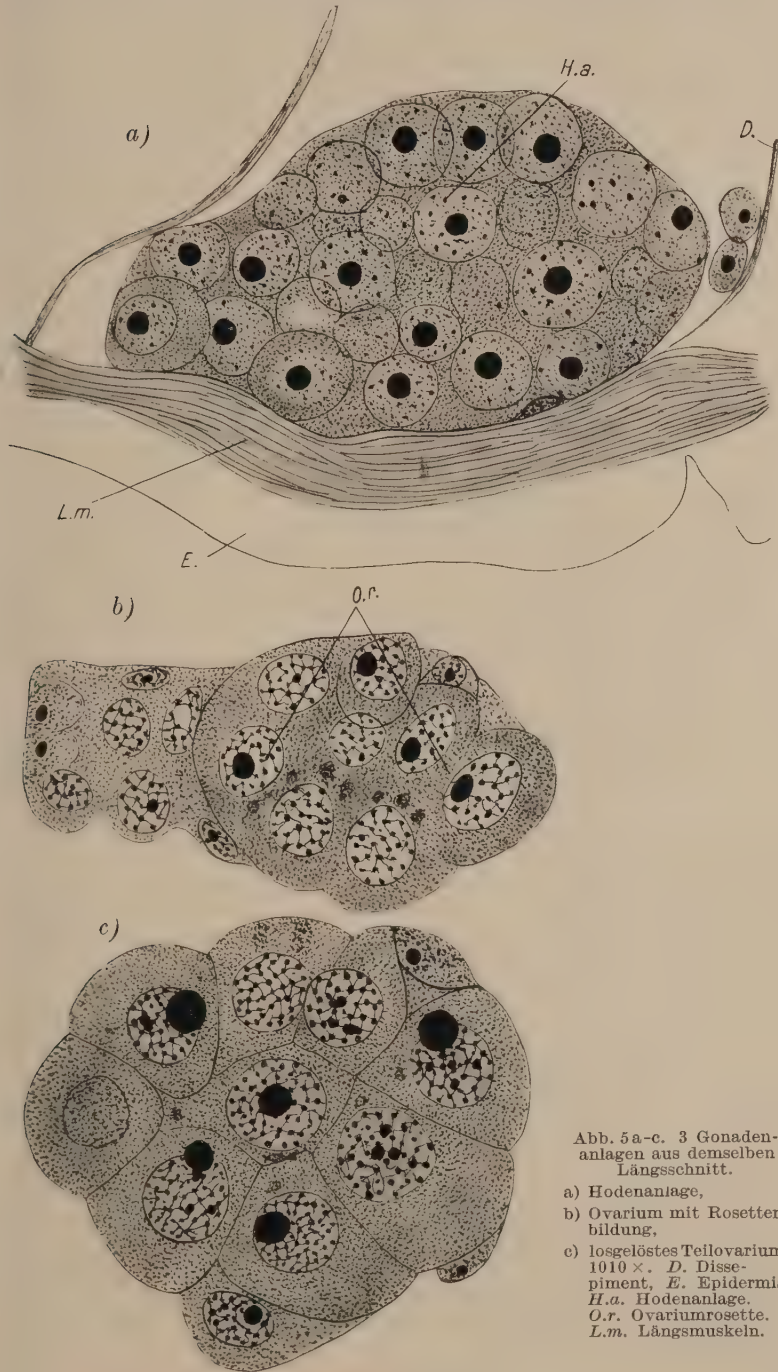


Abb. 5a-c. 3 Gonadenanlagen aus demselben Längsschnitt.

- a) Hodenanlage,
 - b) Ovarium mit Rosettenbildung,
 - c) losgelöstes Teliovarium.
- 1010 ×. D. Dissepiment, E. Epidermis, H.a. Hodenanlage, O.r. Ovariumrosette, L.m. Längsmuskeln.

wo dann weitere tiefgreifende Veränderungen Platz greifen, auf die an dieser Stelle aber nicht näher eingegangen werden soll.

Diese Entwicklungsreihe der Neoblasten möge ergänzt werden durch die Schilderung eines Fundes, der als Naturexperiment zu

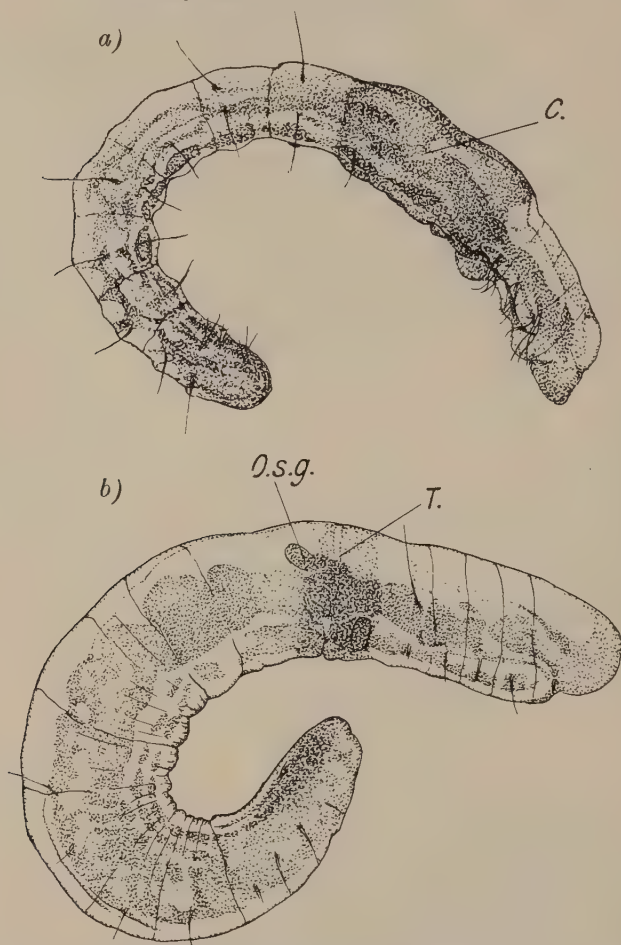


Abb. 6 a, b. *Nais communis* Pignet. a) Normales Geschlechtstier, b) Exemplar mit Ausbildung einer Teilungszone in den Geschlechtssegmenten. 85 \times . C. Clitellum, O.s.g. Oesophagusganglion, T. Trennungsfurche der Zone.

unserer Frage angesehen werden kann: In einer Kultur von *Nais communis*, die der experimentellen Herstellung von Geschlechtstieren diente, konnte ich an den Wänden des Aquariums nur geschlechtliche, am Grunde nur ungeschlechtliche Exemplare feststellen. Aus diesem Milieu erbeutete ich ein Tier, das zusammen

mit einem normalen geschlechtlichen Exemplar in Abb. 6 wiedergegeben ist. Man sieht, daß in der typischen Lage der Geschlechtsorgane sich eine Teilungszone gebildet hat, wie an der Teilungsfurche und der Anlage des Oberschlundganglions zu erkennen ist. Dieser Fund kann nur so gedeutet werden, daß eine ursprünglich geschlechtliche Anlage als Teilungszone ihre Ausgestaltung erfuhr, weil zwischen Anlage und Ausführung ein Umschlag erfolgte, der als Stoffwechseländerung am leichtesten verstanden werden kann und der zur Folge hatte, daß eine Teilungszone an falscher Stelle angelegt wurde.

Dieser Befund spricht wohl ebenfalls deutlich für die gemeinsame Herkunft des Zellmaterials beider Fortpflanzungsarten.

Damit komme ich zur Deutung der geschilderten Tatsachen: Früher konnte ich¹³ nachweisen, daß die Lage der Teilungszone bei den Naididen abhängig ist von einer Kombination bestimmter Faktoren, daß sie also schwankt. Bei der festen topographischen Beziehung der Gonaden zur Teilungszone muß also auch der ersteren Lage schwanken und wird erst im ausgebildeten Organismus bestimmt. Schon das spricht gegen eine Keimbahn. Aber auch die Ablösung des ungeschlechtlichen durch den geschlechtlichen Zustand ist von einer bestimmten Konstellation von Bedingungen abhängig¹⁴, die keineswegs immer realisiert wird. Nur dann werden aus den vegetativen Neoblasten generative, die ebenso in die Genitalzone einwandern, wie sie sonst in das Gebiet der Teilungszone sich hinbewegen.

Ob bei der Anlage der Gonaden eine Zuwanderung von zwei Seiten erfolgt, also die Hoden etwa aus der Zone, die Ovarien aber aus den ausgewachsenen Segmenten die Neoblasten beziehen, ist ungewiß, aber nicht unwahrscheinlich. Damit würde verständlich, daß die Proliferation der Hodenzellen, innerhalb der Zone gelegen, so sehr viel energischer ist, als die der Ovarien, denen weniger zuwandernde Neoblasten aus den ausgebildeten Segmenten zur Verfügung ständen. Auch würde durch eine solche Annahme erklärt, daß bei Regeneration der Keimdrüsen, wo die Zuwanderung der Zellen von einer Richtung her erfolgt, häufig Zwittergonaden gebildet werden (JANDA¹⁵).

Man wird jedenfalls PENNERS Recht geben dürfen, wenn er *Stylaria* eine Keimbahn abspricht; aber wahrscheinlich fehlt allen

¹³ STOLTE, Zool. Jahrb. Physiol. **39**. 1922.

¹⁴ STOLTE, Biol. Zentralbl. **41**. 1921.

¹⁵ JANDA, Arch. Entw.-Meh. **107**. 1926.

Oligochaeten, die Neoblasten haben, eine solche, also auch den Tubificiden. Nun hat allerdings PENNERS¹⁶ für *Pelosclex* unter den Tubificiden eine Keimbahn behauptet. Aber die von PENNERS geschilderte Zuwanderung von Zellen in großer Zahl (bis zu 18) in die Geschlechtssegmente, in denen später aber nur 4 Urkeimzellen nachgewiesen werden konnten, spricht mehr für eine Neoblastenwanderung, die aber gerichteter und eindeutiger als bei den Naididen verläuft, da den Tubificiden nur die geschlechtliche Vermehrung eigen ist.

Auf Grund dieser Tatsachen scheint es mir richtig, die Neoblasten als embryonale Zellen aufzufassen, die mit der Potenz zur Bildung von Körperzellen und Keimzellen ausgerüstet sind. Ihr endgültiger vegetativer oder generativer Charakter wird durch den Stoffwechselzustand des Organismus bestimmt, wahrscheinlich durch Vermittlung des humoralen Systems.

Die Neoblasten der Tubificiden würden also determiniert, die der Naididen regulativ sich verhalten. Oder anders ausgedrückt: Die Neoblasten der ersteren sind als Keimzellen frühdeterminiert, die der Naididen werden zu Keimzellen erst spät determiniert oder gar nicht, wenn nämlich die notwendigen Bedingungen fehlen.

Die Neoblasten müssen also gegenüber den Urkeimzellen als relativ undifferenziert angesehen werden und sind wohl als direkte Abkömmlinge des mesodermalen Keimstreifs aufzufassen, wo sie erstmalig bei der Bildung der Cölomsäcke auftreten. In allen regenerativen Prozessen, wozu ich auch die ungeschlechtliche Fortpflanzung zähle, werden sie zu somatischen Zellen aktiviert. Oder sie werden zu Keimzellen differenziert, wobei die somatischen Wachstumsprozesse früher oder später zum Stillstand kommen.

Diskussion: HESSE.

9. Frl. Prof. Dr. PAULA HERTWIG (Berlin-Dahlem):

Geschlechtsgebundene und autosomale Koppelungen bei Hühnern.

Zu den wichtigsten Beobachtungen des höheren Mendelismus gehören die Koppelungserscheinungen. — Die richtige Ausdeutung der Erscheinung, daß nicht alle Faktoren, wie man es in der Frühzeit des Mendelismus glaubte, den Gesetzen der freien Spaltung

¹⁶ PENNERS, Z. wiss. Zool. **134**. 1929.

folgen, sondern häufiger zusammenbleiben, als es den einfachen Spalt- und Kombinationszahlen nach sein dürfte, hat zu der Annahme geführt, daß die Gene an bestimmten Stellen der Chromosome, den »Loci« der amerikanischen Autoren, lokalisiert sind, und hat die Aufstellung der Chromosomenkarten ermöglicht, durch die wir eine Vorstellung von der Intimstruktur der Chromosomen erhalten haben. — Wir dürfen über den Erfolgen aber nicht vergessen, daß bei nur verhältnismäßig wenig Objekten eine Koppelungsanalyse hat durchgeführt werden können. Bei Tieren sind außer bei den Drosophiliden Koppelungen überhaupt nur bei *Gammarus chevreuxi*, bei *Bombyx*, bei einigen Locustiden, ferner bei den Vertebraten: *Lebistes*, *Columbia*, *Gallus*, bei Ratten, Mäusen und Kaninchen festgestellt worden. Von einer Chromosomentopographie sind wir aber in allen diesen Fällen weit entfernt, denn es wurden Koppelungsgruppen von nur 2, höchstens 3 Faktoren analysiert. — So gewiß wir nun auch berechtigt sind, die bei *Drosophila* gefundenen Grundvorstellungen auf andere Organismen zu übertragen, so ist doch anzunehmen, daß der allgemeine Plan bei jedem Organismus bestimmte, nur ihm eigentümliche Abweichungen aufweisen wird. Besonders zu beachten ist die Frage nach der Konstanz der Austauschwerte, insbesondere, ob eine sexuelle Verschiedenheit der Austauschwerte besteht. Denn bei *Drosophila* findet bekanntlich gar kein Austausch im männlichen, dem hier heterozygoten Geschlecht statt, bei Ratten und Mäusen ist zwar der Austausch für beide Geschlechter nachgewiesen, jedoch ist der Austausch beim ♀ höher als beim ♂. Diese, und noch einige weitere Beobachtungen an Tettigiden, Locustiden, Acrididen und *Bombyx*, haben einige Autoren, wie z. B. HALDANE und HUXLEY zu der Annahme geführt, daß das heterogametische Geschlecht auch in den autosomalen Genen niedrigere Koppelungswerte erwarten ließe. — Eine weitere noch ungelöste Frage ist, ob die Interferenzerscheinung, d. h. die Erscheinung, daß der Bruch in einer Region des Chromosoms nicht unabhängig von dem Bruch in der nächsten Region ist, für alle Organismen dieselbe Bedeutung hat.

Die Haushühner haben für eine Koppelungsanalyse neben manchen Vorzügen auch nicht unerhebliche Nachteile. Man hat zwar durch die vielen von Züchtern und Liebhabern gehaltenen Rassen eine fast unbegrenzte Zahl von gut analysierbaren erblichen Unterschieden zur Verfügung, man kann zwar eine große Zahl von Nachkommen in einer Brutperiode erhalten, man hat aber auch mit einer sehr großen Zahl von Koppelungsgruppen zu rechnen,

da die Zahl der Chromosomen eine sehr große ist. Die Angaben über die Zahl der Chromosomen schwanken zwischen 16 und 17 Paaren, denn die genaue Auszählung wird erschwert durch das Vorkommen von sehr kleinen Chromosomen. Unter den größeren Chromosomen fallen zwei Paar hakenförmige auf, von denen das eine Paar das Heterochromosomenpaar ist, das Z-Chromosomenpaar, für das das ♂ homozygot, das ♀ heterozygot ist. 12 weitere Chromosomenpaare sind von mittlerer Größe.

A. Die geschlechtsgebundenen Faktoren.

Im Z-Chromosom sind folgende Faktoren lokalisiert:

I. Ein Faktor für die Befiederungsgeschwindigkeit: *kk*-Küken haben beim Schlupf lange Primären, *K*-Küken kurze.

II. Ein Faktor für die Ausbildung der dermalen und mesodermalen Pigmentierung. *Dep* verhindert das Negerpigment und die dunkle mesodermale Beinfarbe.

III. Faktoren für Dunen- bzw. Federfärbung: Der Sperberungsfaktor *B*. — Der Silberfaktor *S*. — Der Kopffleckverhinderer *Ko*. — Der Dunenaufheller *Li*. — Über diese Faktoren wurde schon berichtet (1930). Tab. 1 bringt neue Daten über die Beziehungen der Faktoren *B*, *Ko*, *K*, *S*.

Tabelle 1.
Koppelung der Faktoren im Geschlechtschromosom
B, *Ko*, *K*, *S*.

	<i>O</i>	<i>A</i>	Summe	Austausch % $\pm m$	<i>A</i> % von andern Autoren
<i>BKo</i>	340	53	393	13,5 \pm 1,72	—
<i>BK</i>	925	827	1752	47,2 \pm 0,34	46,2 \pm 1,7
<i>BS</i>	470	449	919	48,9 \pm 1,65	42,2 \pm 2
<i>KoK</i>	310	278	588	47,3 \pm 2,06	—
<i>KoS</i>	275	277	552	50,2 \pm 2,13	—
<i>KS</i>	1427	125	1552	8,1 \pm 0,69	14,2 \pm 1,5 28,3 \pm 2,9

Ergänzend zur Tab. 1 sei noch bemerkt, daß die Faktoren *K* und *Dep* in unsern Kreuzungen absolut gekoppelt waren. Hieraus ist jedoch nicht auf die Identität der Faktoren *B* und *Dep* zu schließen, da wir aus den Versuchen von BATESON und PUNNET wissen, daß *Dep* in rebhuhnfarbigen Italienern auch ohne *B* vorhanden sein kann. — Wir finden demnach im Geschlechtschromosom zwei Gruppen von Faktoren, einmal die Gruppe *B Dep Ko* und zweitens die Gruppe *K S Li* (wegen *Li* siehe die Arbeit 1930). Es läßt sich aber aus den Austauschwerten *B K*, *B S*, *Ko K*, *Ko S*,

die alle um 50% schwanken, und deren Differenz nicht fehlergesichert ist, kein Schluß auf die genaue Anordnung der Faktoren ziehen, so daß bisher sowohl die von SEREBROVSKY vermutete Anordnung $B \dots S \dots K$, noch die von mir für wahrscheinlicher gehaltene Anordnung $B \dots K \dots S$ beweisbar ist.

In der letzten Spalte der Tab. 1 sind die Austauschwerte anderer Autoren angeführt. Es fallen hier besonders die abweichenden Werte für die KS -Koppelung auf. SEREBROVSKY gibt den Wert 14.2, WARREN den Wert 28.3 an. Ich kann einige weitere Daten über die Verschiedenheit von Koppelungswerten bringen, da ich zwei Hähne hatte, aus der Kreuzung Hamburger-Goldlack \times Plymouth Rock, Vater (F_1 Tier) und Sohn (F_2 Tier), die verschieden in der Austauschhäufigkeit waren.

Tabelle 2.
Variation der Koppelungswerte im Geschlechtschromosom von Hühnern.

I	Für die Faktoren K u. S				
	O	A	Summe	$A\text{-}\% \pm m$	Differenzen
Vater . . .	200	33	233	$14,2 \pm 2,1$	Diff./ $m = 4,87$
Sohn . . .	525	13	538	$2,4 \pm 0,7$	
II	Für die Faktoren B u. Ko				
Vater . . .	34	13	47	$27,6 \pm 6,5$	Diff./ $m = 3,1$
Sohn . . .	274	20	294	$6,8 \pm 1,5$	
III	Für K u. S beim Vater in 2 Jahren				
1929	66	20	86	$23,9 \pm 4,75$	Diff./ $m = 2,7$
1932	133	13	146	$8,9 \pm 2,41$	
IV	Zahlen von HALDANE u. CREW für B u. S in 3 Jahren: 1. Jahr: $21,9 \pm 1,4$. — 2. Jahr $36,9 \pm 2,9$. — 3. Jahr: $47,6 \pm 3,6$				

Fehlergesichert ist das differente Verhalten von Vater und Sohn für die Faktoren K und S und desgleichen, wenn auch etwas kleinere Zahlen vorliegen, für die Faktoren B und Ko , so daß anzunehmen ist, daß sich die Erniedrigung des Austauschwertes beim Sohn über das ganze Chromosom erstreckt. — So verlockend es auch ist, die beobachtete Differenz als einen erblichen Unterschied auszulegen, so möchte ich doch in dieser Schlußfolgerung noch vorsichtig sein. Denn auch die Austauschwerte des Vaters (F_1 Hahn) zeigen, in den Jahren 1929 und 1932 untersucht, beträchtliche Unterschiede, und wenn auch die obigen Zahlen von Vater und Sohn in der gleichen Brutsaison bei gleicher Haltung der Tiere

gesammelt wurden, so konnte doch nicht vermieden werden, daß die monatliche Zahl der Eier in beiden Versuchsserien eine ungleiche war. Die Zahlen können also auch eine jahreszeitliche Beeinflussung der Koppelungswerte zum Ausdruck bringen. Hierüber sind weitere Untersuchungen im Gange, die gleichzeitig weiteres Licht auf die Frage werfen sollen, ob, wie HALDANE und CREW nach den in Tab. 2 angeführten Daten annehmen, mit dem Alter der Austauschprozent steigt. Ich glaube freilich, diese Angabe schon jetzt ablehnen zu können (Tab. 2 Abs. II, und nach Beobachtungen bei autosomaler Koppelung).

B. Die autosomalen Faktoren.

Bisher wurden durch die Autoren DUNN, LANDAUER, HUTT, SEREBROVSKY, SUTTLE und SIPE, WARREN, sowie durch eigene, mit Dr. TINE RITTERSHAUS durchgeführten Untersuchungen folgende 24 autosomale Faktoren auf Koppelungen untersucht (Tab. 3):

Tabelle 3.

Zusammenstellung der analysierten Erbfaktoren bei Hühnern.

A. Autosomale Gruppe.

- | | |
|---------------------------------|-------------------------------------|
| I. Kammformen. | IV. Pigmentierung. |
| 1. Rose (<i>R</i>) | 14. Beinfarbe (gelb) (<i>lip</i>) |
| 2. Erbse (<i>P</i>) | 15. Negerpigment (<i>Pig</i>) |
| 3. Duplex (<i>D</i>) | |
| 4. Trifid (<i>Tr</i>) | V. Dunenfärbung. |
| | 16. Schwarz (<i>N</i>) |
| II. Befiederung. | 17. Blau (<i>Bl</i>) |
| 5. Haube (<i>Ha</i>) | 18. Wild (<i>Wi</i>) |
| 6. Bart (<i>Ba</i>) | 19. Braun (<i>Br</i>) |
| 7. Beinfedern (<i>Fed</i>) | 20. Leghorn Weiß (<i>I</i>) |
| 8. Nackthals (<i>Na</i>) | 21. recess. Weiß (<i>inc</i>) |
| 9. Seide (<i>sei</i>) | 22. Marmorierung (<i>ma</i>) |
| 10. Locke (<i>Lo</i>) | 23. Aufhellung (<i>He</i>) |
| | 24. Houdanfleck (<i>Hdfl</i>) |
| III. Skelettbildung. | |
| 11. Polydactylie (<i>Pol</i>) | |
| 12. Krüper (<i>Cr</i>) | |
| 13. Schwanzlosigkeit | |

B. Geschlechtsgebundene Gruppe.

- | | |
|--|---------------------------------------|
| II. Befiederung. | V. Dunen- bzw. Federfärbung. |
| 1. Langsam (<i>k</i>) | 3. Sperberungs (<i>B</i>) |
| | 4. Silber (<i>S</i>) |
| IV. Pigmentierung. | 5. Kopffleckverhinderer (<i>Ko</i>) |
| 2. Verhinderer f. Neger u. dunkle Beine (<i>Dep</i>) | 6. Dunenaufheller (<i>Li</i>) |

Nimmt man an, daß die Haushühner maximal 17 autosomale Chromosomenpaare haben, so wären 17 Koppelungsgruppen zu erwarten und man müßte erwarten, daß schon bei 35 Prüfungen

von 2 Faktorenpaaren sich mindestens zwei Koppelungen nachweisen ließen. Dies ist aber nicht der Fall, denn es sind bisher etwa 120 verschiedene Faktorenpaare auf Koppelung mit hinreichend großen Zahlen geprüft worden und doch wurden nur wenige sichere Koppelungsgruppen gefunden, die in Tab. 4 zusammengestellt sind. Die Aufstellung weicht von der von SEREBROVSKY gegebenen ab, da ich einige der von SEREBROVSKY gegebenen Zahlen durch andere Beobachtungen für widerlegt halte.

Tabelle 4.

Gesicherte und sehr wahrscheinliche Koppelungen bei Hühnern.

Autor	Faktoren	O	A	A %
LANDAUER	Rose-Krüper	5602	24	0,36
SEREBROVSKY	„	295	33	10,05 \pm 1,7
HERTWIG-RITTERSHAUS	Erbse-Marmor	531	258	32,8 \pm 1,76
„	Marm.-Nackthals	620	521	45,6 \pm 1,48
„	Trifid-Haube	sehr enge Koppelung aus F ₂ , unsicher		
„	Wild-rec. weiß			
DUNN	Hernie-Legh. Weiß			
F. B. HUTT	Locke-Legh. Weiß	222	50	18,4 \pm 2,5
SUTTLE u. SIPE	Locke-Haube	113	45	28,4 \pm 3,5
SEREBROVSKY	Nackthals-Blau	252	173	40,6 \pm 2,3

Chromosom I Rose-Krüper.

Chromosom II Erbse-Marmor-Nackthals-Blau.

Chromosom III Legh. Weiß-Hernie-Locke-Haube-Trifid.

Chromosom IV Wild-rec. Weiß.

Geschlechtschromosom: *B Dep Ko K S Li*.

Nach der obigen Aufstellung erfordern die Beziehungen der Koppelungsgruppen II und III besondere Aufmerksamkeit. Wenn z. B. Erbse und Marmor gekoppelt sind und ferner Marmor und Nackthals, dann müssen auch Erbse und Nackthals im gleichen Chromosom liegen. Die Beziehung von Erbse und Nackthals ist geprüft worden. Ich erhielt in einem Rückkreuzungsversuch die Zahlen 518 Originalkombinationen: 570 Austausch, WARREN gibt an 664 Original : 721 Austausch. Danach scheinen Erbse und Nackthals unabhängig voneinander zu mendeln oder so weit entfernt voneinander im Chromosom zu liegen, daß der durch den doppelten bzw. mehrfachen Austausch herabgedrückte Wert 50 entsteht. Dies ist durchaus möglich, denn auch bei den geschlechtsgebundenen Faktoren begegnete uns der Austauschwert von 50%.

Von der III. Koppelungsgruppe ist nicht viel bekannt von dem Verhalten der einzelnen Faktoren zueinander. DUNN gibt an, daß keinerlei Koppelung zwischen Leghorn Weiß und Haube bestehen

sollen, doch sind die Zahlen noch nicht recht zureichend. Kreuzungen, die weitere Klärung bringen werden, sind im Gange.

Tabelle 5.
Koppelung der Faktoren *A* und *P* bei Ratten.
Austausch bei ♀ und ♂ verschieden.

Nach CASTLE und WACHTER	Eigene Zahlen
♀ 21,93 ± 0,44	19,54 ± 0,75
♂ 18,39 ± 0,32	14,91 ± 0,98

Angaben über verschiedenen Austausch von ♀ und ♂ bei Hühnern.

Autor	Merkmale	♀ <i>A</i> %	♂ <i>A</i> %	Diff./m
LANDAUER	Rose u. Krüper	0,68 ± 0,04	0,19 ± 0,09	+ 4,4
SEREBROVSKY . . .	desgl.	19,4 ± 7,1	9,10 ± 1,8	+ 1,2
Derselbe	Nackthals u. Blau	30,77 ± 8,3	41,71 ± 2,6	- 1,2
HUTT	Legh. Weiß u. Locke	19,47 ± 2,8	15,85 ± 4,0	+ 0,7
SUTTLE u. SIPE . .	Haube u. Locke	29,87 ± 4,9	27,86 ± 5,2	+ 0,3
HERTWIG	Erbse u. Marmor	31,4 ± 2,4	34,1 ± 2,7	- 0,8
Derselbe	Nackthals u. Marm.	43,5 ± 2,8	46,5 ± 3,8	- 1,1

Die Tab. 5 bringt schließlich noch eine Zusammenstellung über das Verhalten der Geschlechter beim autosomalen Austausch. Nur bei den Zahlen von LANDAUER für die Koppelung Rose-Krüper ist die Differenz zwischen weiblichem und männlichem Austausch statistisch gesichert. In Hinblick aber auf die weitere Feststellung, daß in allen andern Fällen die Differenz nicht gesichert ist, und zudem bald zugunsten, bald zu ungunsten des heterozygoten weiblichen Geschlechtes liegt, glaube ich nicht, daß wir zu dem Schluß berechtigt sind, daß bei den Hühnern eine geschlechtliche Differenz hinsichtlich des Faktorenaustausches besteht. Mir scheinen die Zahlen für gleiches Verhalten beim Austausch in beiden Geschlechtern zu sprechen, besonders, wenn wir berücksichtigen, daß eine hohe Variabilität des Austausches ja auch bei der geschlechtsgebundenen Vererbung festgestellt werden konnte (vgl. Tab. 2).

Die Versuche wurden am Institut für Vererbungsforschung Berlin-Dahlem zusammen mit Dr. TINE RITTERSHAUS und mit Unterstützung der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft durchgeführt. Eine ausführliche Veröffentlichung erfolgt demnächst in der Zeitschrift für ind. Abst.- u. Vererbungslehre.

Literatur.

- DUNN and JULI, J. Genetics 19. 1926.
 HERTWIG u. RITTERSHAUS, Biol. Zentralbl. 50. 1930.
 HUTT, F. B., Genetics 18. 1930.
 LANDAUER, W., J. Genetics 1933.
 SEREBROVSKY and PETROV, J. exper. Biol. 6. 1930 (russisch).
 WARREN, D. C., Genetics 18. 1933.

10. Herr Prof. Dr. F. BALTZER (Bern):

Ueber die Entwicklung von *Triton*-Bastarden ohne Eikern.

Mit 3 Abbildungen.

1. Einleitung.

Merogonische Bastardierungen hat als erster TH. BOVERI 1889 an Seeigeleiern ausgeführt, indem er Eier von *Sphaerechinus* schüttelte und die dabei entstehenden kernlosen Eifragmente mit Samen von *Strongylocentrotus* oder *Echinus* befruchtete. Wie BOVERI in seiner letzten Arbeit (1918, nach seinem Tode, erschienen) zeigte, entwickeln sich solche Bastardmerogone nicht über das Gastrulastadium hinaus. Vergleiche überdies die Resultate und die Diskussion GODLEWSKIS, 1909, Zusammenfassung S. 164.

Experimente gleicher Richtung wurden von verschiedenen Autoren an Amphibien gemacht. Der Vortragende stellte bei *Triton* Bastardmerogone her, indem er auf Anregung von H. SPEMANN bastard-befruchtete *Triton*-Eier mit einer Haarschlinge durchschnürte. Auf diese Weise erhält man Eihälften, die keinen Eikern, wohl aber einen artfremden Kern besitzen. So entstanden die »Ganzmerogone« *taeniatus* (♀) × *alpestris* ♂ [abgekürzt (*t*) *a*], ferner *taeniatus* (♀) × *cristatus* ♂ [= (*t*) *c*] und *taeniatus* (♀) × *palmatus* ♂ [= (*t*) *p*]. Endlich wurde auch die arteigene Kombination *taeniatus* (♀) × *taeniatus* ♂ hergestellt [Abkürzung = (*t*) *t*]. — (BALTZER, 1920, 1922.)

Unabhängig von diesen Experimenten stellte PAULA HERTWIG außer an Anuren bei Tritonen die gleichen Bastardmerogone her, indem sie das *taeniatus*-Ei vor der Befruchtung mit Radium bestrahlte, dadurch den Eikern abtötete und dann das entkernte Ei mit Samen von *palmatus*, *alpestris* oder *cristatus* befruchtete (P. HERTWIG, 1922, 1923).

2. Weitere Resultate über Ganzmerogone.

a) Entwicklungsfähigkeit.

Wir haben die Herstellung weiterer Merogone seit 1922 im bernischen Institut systematisch weitergeführt. Zunächst wurden mit der gleichen Schnürungsmethode die beiden Bastardkombinationen (*p*) *a* und (*p*) *c*, sowie die arteigene Kombination (*p*) *p* hergestellt. Damit war, da nur die *taeniatus*- und *palmatus*-Eier schnürbar sind, die Leistungsfähigkeit dieser Methode erschöpft.

Eine Methode von CURRY (1931), die seither vielfach nachgeprüft wurde, gab die Möglichkeit, auch mit Eiern anderer Tritonarten Merogone herzustellen: so die Serie $a(p)$, $(a)c$ und $(a)a$. Die Methode lehnt sich an ein Verfahren von DALCQ (1929) an. Das Dotterhäutchen des aus den übrigen Hüllen genommenen Eies wird mit einer äußerst feinen Glasnadel über dem Eifleck angestochen; dann wird durch eine sehr feine Pipette der Eikern mit einer kleinen Plasmaportion abgesaugt. Eine spätere Kontrolle der Haploidität des Keimes durch Chromosomenzählung ist notwendig.

Die Aufzucht der Bastardmerogone ergab ganz allgemein für die verschiedenen Kombinationen eine charakteristische Einschränkung der Entwicklungsfähigkeit, und zwarkommt die Entwicklung je nach der Kombination bis zu verschiedener Stufe. Die arteigenen Merogone entwickeln sich wesentlich weiter.

Die Tab. 1 gibt hierüber Aufschluß. Es sind unter Angabe der Methodik außer den Ergebnissen des Vortragenden und seiner Mitarbeiter auch diejenigen von P. HERTWIG aufgenommen. Bei allen Kombinationen ist die Haploidität durch Chromosomenzählung gesichert (haploid 12 Chromosomen).

Außerdem sind in Tab. 2 die Entwicklungsleistungen der entsprechenden diploiden Bastardkombinationen der Gattung *Triton* aufgenommen. Sie zeigen keine Entwicklungsbeschränkung. Wohl aber ist die diploide, besonders heterogene Kreuzung *Triton palmatus* ♀ × *Salamandra maculosa* ♂ (abgekürzt *pm*) in ihrer Entwicklungsmöglichkeit beschränkt. Diese Bastardkeime entwickeln sich nur bis zur Gastrulation, bleiben dann stehen (Abb. 3) und zerfallen. Die Chromosomenzahl ist, soweit die bisher gemachten Beobachtungen reichen, in zahlreichen Zellen nicht mehr diploid, sondern ungefähr haploid. Offenbar findet eine Elimination von Kernmaterial statt. Eine Untersuchung ist im Gang¹.

b) Histologie der merogonischen Ganzkeime.

Die histologische Untersuchung der merogonischen Endstadien liefert weitere Aufschlüsse. Die verschiedenen Embryonal-

¹ Von 34 normal gefurchten *pm*-Keimen sind 32 zerfallen, fast alle genau auf dem erwähnten Stadium, einige etwas später. Zwei noch unklare Keime haben sich normal weiterentwickelt. Auch die Kombinationen *crist.* ♀ × *taeniatus* ♂ und *crist.* ♀ × *palmatus* ♂, vgl. PARISER 1932, ferner HAMBURGER (nach mündlicher Mitteilung) zeigen eine auffallend schlechte Entwicklung. Die Ursache ist nicht bekannt; die ersten Entwicklungsstadien sind meines Wissens nicht untersucht.

Tabelle 1.
Haploide Kombinationen.

Kombination	Autor	Entwicklungsfähigkeit
(t)t Schnürung, Radium	BALTZER 1920, 1922 P. HERTWIG 1922/23	Bis alte Larve oder Metamorphose.
(t)p Schnürung	BALTZER 1920	Larve mit Bartfäden, verzweigten Kiemen u. normaler Pigmentierung. Gläsner Stad. 37.
Radium	P. HERTWIG 1922/23	Larven mit Bartfäden, kurzen Kiemen u. normaler Pigmentierung (Abb. bei P. H. 1923, Fig. 6 u. 7).
(t)a Schnürung	BALTZER 1920	Bis ungefähr Gläsner 28. Embryonen mit Kiemenbuckeln, kleinen Pigmentzellen, Anfang Linsenbildung. Fig. 1.
(t)c Schnürung	BALTZER 1920	Bis ungefähr Gläsner 20, mit Schluß des Medullarrohrs, primären Augenblasen, ohne Pigment (Abb. bei BALTZER 1930, Fig. 2 u. HADORN 1932, Fig. 1a).
Radium	P. HERTWIG, l. c.	»Kleine Embryonen mit Kopf u. Schwanz. Selten Pigmentbildung u. Herzpulsa- tion«. (P. H., l. c. S. 52, Fig. 7.)
(p)p Schnürung, Absaugen	FANKHAUSER 1930, HOLZAPFEL (u), CURRY (u)	Ältere Larven mit langen Vorderbein- knospen (FANKHAUSER, l. c. Fig. 7, bis- her bis Gläsner Stad. 34.)
(p)a Schnürung, Absaugen	HOLZAPFEL (u), CURRY (u)	Mindestens bis Gläsner 22. Embryo mit gut modelliertem Kopf, Augenblasen, Hörbläschen.
(p)c Absaugen	HADORN (u)	Ungefähr bis Gläsner 20, mit Schluß des Medullarrohrs u. primären Augenblasen
(a)a Absaugen	BALTZER (u)	Bis alte Larve, Gläsner 41. Vorderbeine mit ersten Zehenanlagen (1 Fall).
(a)p Absaugen	BALTZER (u), CURRY (u)	Höchstens bis Gläsner 19, mit Schluß des Medullarrohrs u. Andeutung von Augen- blasen. Fig. 2.
(a)c Absaugen	CURRY (u)	Bis Gläsner 19 mit Schluß des Medullar- rohrs u. Andeutung v. Augenblasen.
u = bisher unveröffentlicht.		

Tabelle 2.
Diploide Kombinationen.

Kombination	Autor	Entwicklungsfähigkeit
ta } pa }	Verschiedene Auto- ren	Lebensfähige Bastarde.
tc	PARISER 1932	Bis Metamorphose.
pc	HADORN (u)	Metamorphosiert.
ap	BALTZER (u)	Bis Gläsner, Stad. 50, lebt weiter.
pm	BALTZER (u)	Bis Anfang Gastrulation. Fig. 3.

bezirke sind histologisch verschieden normal. Bei manchen Kombinationen haben einzelne Bezirke zahlreiche pathologische pyknotische Kerne, andere nicht. Eine weitere systematische Bearbeitung muß zeigen, in welcher Weise sich die verschiedenen mero-



Fig. 1. 2 merogonische Bastarde (*t*) *a* = *taeniatus*-Ei, kernlos \times *alpestris* δ . Weitesten erreichte Entwicklungsstadien. Dorsalan-sichten. Der Keim links ist 11, der Keim rechts 10 Tage alt. *Au* = Augenblasen, *Kb* = Kiemenbuckel, *Vn* = Vornierenbuckel.

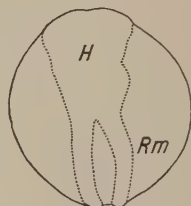


Fig. 2. Merogonischer Bastard (*a*) *p* = *alpestris*-Ei, kernlos \times *palmatus* δ . Weitesten Entwicklungsstadium, 5 Tage alt. Dorsalan-sicht. *H* = Hirnbereich, *Rm* = Rückenmark.

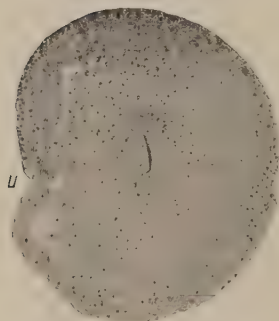


Fig. 3. Diploider Bastard *pm* = *palmatus*-Ei mit Kern \times *maculosa* δ . Weitesten Entwicklungsstadium, 3 Tage alt. Sagittalschnitt. Oben dorsaler Keimbereich, unten vegetativer Keimbereich. *U* = Urmund.

gonischen Kreuzungen hierin unterscheiden; sie muß auch feststellen, ob in den verschiedenen Kombinationen die gleichen Organe eine besondere Anfälligkeit besitzen.

Bisher sind nur wenige Beispiele untersucht worden. In der Kombination (*t*) *c* sind Epidermis, Neuralrohr, Chorda und auch der größte Teil des Darmes gesund (BALTZER 1930). Das Kopfmesenchym dagegen ist voll pyknotischer Kerne. Die Kombination (*p*) *c* verhält sich wahrscheinlich ähnlich (HADORN, u.)².

Die Kombination (*a*) *c*, die auf ähnlichem Entwicklungsstadium stehen bleibt, hat ebenfalls gesunde Epidermis, Chorda und Darmwand. Das Neuralrohr dagegen ist schlecht entwickelt, das Lumen (besonders das Hirnlumen) mit pyknotischem Material ausgefüllt (CURRY, u.).

² Zu bemerken ist, daß auch der normale diploide *cristatus*-Embryo eine Kernpyknose im Kopfmesenchym besitzt, jedoch von geringerem Umfang. (VOGT 1909, HADORN 1932, S. 557.)

Die Kombination $(p) a$, die es bis zu Embryonen mit gut modelliertem Kopf, mit sekundären Augenbechern und bis zu Pigmentierung bringt, hat keine auffallenden pyknotischen Herde. Jedoch sind die Nierenkanälchen und die Myotome auffallend mangelhaft entwickelt. Die reziproke Kombination $(a) p$, die im Gegensatz zu $(p) a$ kaum den Schluß des Medullarrohres erreicht, hat keine besonderen pyknotischen Herde, sondern eine allgemein schwache Organentwicklung (BALTZER, u.).

c) Histologie der diploiden Bastardkeime
palmaratus ♀ × *maculosa* ♂.

Auch der diploide Bastardkeim $p m$ (*palmaratus* × *maculosa*), der bis zur Gastrulation gelangt, zeigt ein auffallend verschiedenes Verhalten seiner Bezirke. Der animale Bereich von der dorsalen Urmundlippe an nach vorn hat intakte Zellen, die vegetativen Zellen sind hochgradig pyknotisch (Abb. 3).

3. Transplantation merogonischer Gewebe in normale diploide Wirte.

Transplantationen lassen sich bei *Triton*-Keimen leicht ausführen.

Es zeigt sich, daß merogonische Teilstücke, ortsgemäß auf normale, ungefähr gleichaltrige *palmaratus*-Keime transplantiert, ganz wesentlich über das Stadium des Ganzmerogons hinauskommen. Bisher wurden 2 Kombinationen eingehender bearbeitet. Die Resultate sind in Tab. 3 zusammengestellt. Nach einigen Vorversuchen von BALTZER (1930) und W. FYG hat HADORN (1930, 1932) die Leistungen der $(p) c$ -Transplantate genau untersucht. Merogonische Epidermis z. B. entwickelt sich als Transplantat bis zur typischen Zweischichtigkeit; sie bildet Hautsinnesknospen und Pigmentvacuolen (HADORN 1932, Abb. 21, 22); merogonische Muskelzellen sind imstande Fibrillen auszubilden (l. c. Abb. 44). Das Kopfmesenchym dagegen, das im Ganzkeim einen auffälligen Krankheitsherd bildet, zeigt auch als Transplantat die im Ganzkeim beobachtete Kernpyknose (l. c., Abb. 58, 59).

Das gleiche Phänomen der Weiterentwicklung der Transplantate besteht auch in der Kombination $a (p)$. Die Beobachtungen sind für diese Kombination noch nicht abgeschlossen. Auch hier kommt die Epidermis wahrscheinlich mindestens bis zur Bildung von Sinnesknospen.

Außer diesen beiden merogonischen Kombinationen wurde auch die diploide Kombination $p m$ (*palmaratus* × *maculosa*) in

Transplantaten weitergeführt. Die Transplantate entwickeln sich; da jedoch ihr Chromosomenbestand noch unklar ist, bleibt ihre Beurteilung vorerst unsicher.

Tabelle 3.

Komb.	Max. Entw. des Ganzkeims	Max. Entw. des Transpl.
(p)c	Bis Schluß Medull.-Rohr	2-schicht. Epid. mit Sinnesknospen. Myotome mit Fibrillen. Vornierenkanälchen. Chorda (nicht vakuolis). In 1 Fall vollständiger Dotterabbau. — HADORN 1932.
(a)p	Höchstens Schluß Medull.-Rohr	Bisher: Typ. Neuralrohrteile mit radiär gestellten Kernen in Larven mit Bartfadenanlagen. Epidermis wahrscheinlich mit Sinnesknospen. — BALTZER u. DE ROCHE.

Theoretisches.

Über die theoretische Bedeutung der beschriebenen Befunde ist bisher von uns nur wenig veröffentlicht worden (vgl. BALTZER 1931, HADORN 1932) und es soll auch hier nicht viel gesagt werden.

1. Die von den Ganzmerogonen, dann vor allem aber von den merogonischen Transplantaten geleistete Entwicklungsarbeit kommt zustande durch Zusammenwirkung des Plasmas der einen Art mit dem Kern einer andern fremden Art. Infolge der heterogenen Zusammensetzung der Merogone kann diese Arbeit nicht artspezifisch sein, sondern sie muß generellen Charakter haben. Mit anderen Worten: es müssen in Kern und Plasma Entwicklungsfaktoren tätig sein, die den verschiedenen Arten der Gattung *Triton* gemeinsam sind und die erste embryonale Arbeit leisten können: *gattungsgültige* Entwicklungsfaktoren.

2. Aus der zuerst normalen und dann abgestuften unvollkommenen Zusammenarbeit des Plasmas mit dem fremden Kern in den verschiedenen embryonalen Bezirken lassen sich Schlüsse ziehen, in welcher Weise allgemein bei *Triton* die Plasma-Kern-Arbeit in den verschiedenen Organen und während der verschiedenen Entwicklungsstadien sich vollzieht. Damit ermöglichen die angewandten Methoden eine weitere Analyse der Plasma-Kern-Arbeit während der Embryonalentwicklung. Da die Untersuchungen noch im Gang sind, seien in dieser Richtung nur einige Andeutungen gemacht:

Die Epidermis scheint an die embryonale Plasma-Kern-Arbeit recht lange keine artlich-begrenzten Ansprüche zu stellen und zahlreiche Leistungen mit Gattungsfaktoren zu vollbringen. Auch die

Differenzierung des Neuralrohrs ist ein auf Disharmonie in der Plasma-Kern-Arbeit ziemlich lange unempfindlicher Prozeß.

3. Die Frage, ob und in welchem Grade der Wirt bei der Entwicklung der merogonischen Transplantate mithilft, hat HADORN in Angriff genommen und durch Explantationen (Methode HOLT-FRETER 1929) geprüft. Nach seinen mir freundlichst mitgeteilten Beobachtungen entwickeln sich merogonische Gewebstücke, in vitro gezüchtet, in vielen Fällen weiter als der Ganzmerogon. Ihre Leistung kann derjenigen von Implantaten in lebenden Wirten recht nahe kommen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Lauf der Jahre von mehreren Stiftungen unterstützt: zuerst von der JULIUS-KLAUS-Stiftung in Zürich, dann von der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der Hochschule Bern, gegenwärtig von der Stiftung Dr. JOACHIM DE GIACOMI der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft. Allen drei Stiftungen sei der herzlichste Dank ausgesprochen.

Literatur.

- BALTZER, F. 1920. Über die experimentelle Erzeugung und die Entwicklung von Tritonbastarden ohne mütterliches Kernmaterial. Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. Neuenburg.
- 1922. Über die Herstellung und Aufzucht eines haploiden *Triton taenatus*. Ebenda. Bern.
- 1930. Über die Entwicklung des Tritonmerogons *Triton taenatus* (♀) × *cristatus* (♂). Rev. Suisse de Zool. 37.
- 1931. Die Zusammenarbeit von Plasma und Kern in der tierischen Entwicklung. SB. Naturf. Ges. Bern. 1930/31.
- BOVERI, TH. 1889. Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. SB. Ges. Morph. u. Physiol. München. 5.
- 1918. Zwei Fehlerquellen bei Merogonieversuchen und die Entwicklungsfähigkeit merogonischer und partiell-merogonischer Seeigel-Bastarde. Arch. Entw.-mech. 44.
- CURRY, H. A. 1931. Methode zur Entfernung des Eikerns bei normal befruchteten und bastard befruchteten Tritoneiern durch Anstich. Rev. Suisse de Zool. 38.
- DALCQ, A. 1929. Le rôle dynamique des chromosomes dans la caryocinèse et la plasmodiérèse. Bull. Assoc. Anatomistes Nr. 18.
- FANKHAUSER, G. 1930. Die Entwicklungspotenzen diploidkerniger Hälften des ungetrübten Tritoneies. Arch. f. Entw.-Mech. 122.
- GLAESNER, L. 1925. Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (*Molge vulgaris*). 14. Heft der Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, herausgegeben von F. Keibel.
- GODLEWSKI jun., E. 1909. Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Vorträge u. Aufs. über Entwicklungsmechanik der Org. (W. Roux). Heft IX.
- HADORN, E. 1930. Über die Organentwicklung in bastard merogonischen Transplantaten bei Triton. Rev. Suisse Zool. 37.
- 1932. Über Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben (*Triton palmatus* [♀] × *Triton cristatus* [♂]). Archiv für Entwicklungsmechanik, 125.

- HERTWIG, P. 1922. Bastardierung und Entwicklung von Amphibieneiern ohne mütterliches Kernmaterial. Z. ind. Abst.- u. Vererb.lehre. 27.
 — 1923. Bastardierungsversuche mit entkernten Amphibieneiern. Arch. mikr. Anat. Entw.mech. 100.
 HOLTRETER, J. 1929. Über die Aufzucht isolierter Teile des Amphibienkeimes. I. Methode einer Gewebezüchtung in vivo. Arch. f. Entw.-Mech. 117.
 PARISER, K. 1932. Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses bei künstlich erzeugten Tritonbastarden. Biol. Zentralbl. 52.

Diskussion: v. UBISCH.

Eine der Beobachtung BALTZERS, daß sich in einen gesunden Keim transplantierte Stücke eines Amphibienmerogons oder Bastards lebensfähiger erweisen als im Herkunftskeim entsprechende Erfahrung habe ich bei Seeigelversuchen in Neapel Ostern 1933 gemacht. Ich habe dort Chimären in der Weise hergestellt, daß zunächst ein Bastard aus der Form $A \text{ ♀} \times B \text{ ♂}$ gezüchtet wurde. Im 16-Zellenstadium wurden die Mikromeren, die bekanntlich das Skelett liefern, abpräpariert und in die Blastula eines Ganzkeimes der Art *A* implantiert. So entstanden »Bastardchimären«, die nur Plasma der Art *A*, dagegen Kernmaterial der Art *A* und *B* enthalten. Bei diesen Versuchen ergab sich u. a., daß die transplantierten Bastardmikromeren häufiger und besser zur Skelettbildung gelangen, als das in den Kontrollzuchten der reinen Bastarde geschieht. Ob auch bei den Seeigellarven die Hinfälligkeit der Bastarde auf besonderer Schwäche einer bestimmten Region beruht, ist mir zweifelhaft. Beobachtet wurde bislang nichts Derartiges und es ließen sich auch andere Erklärungsmöglichkeiten für die hohe Sterblichkeit der Bastarde finden.

Fräulein P. HERTWIG.

11. Herr Prof. ADOLF STEUER (Rovigno d'Istria):

Das deutsch-italienische Institut für Meeresbiologie zu Rovigno d'Istria.

Das 1891 von Dr. OTTO HERMES als »Zoologische Station des Berliner Aquariums« gegründete, 1900 durch einen Zubau vergrößerte Institut ging 1910 in den Besitz der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft (Berlin) über. Von 1918 bis 1931 wurde es vom R. COMITATO TALASSOGRAFICO ITALIANO verwaltet, seither untersteht es einem von den beiden genannten Körperschaften gewählten Verwaltungsrat. Die (noch nicht abgeschlossene) Ausgestaltung des Institutes betrifft die Vergrößerung der Zahl der Arbeitsplätze, die an Forscher von der Direktion kostenlos verliehen werden; ferner wurde eine angrenzende Kapelle zur Bibliothek umgebaut, und ein von der

Gemeinde geschenktes Grundstück ermöglichte die Anlage eines großen botanischen Gartens.

Leider konnten die so gebotenen wissenschaftlichen Arbeitsmöglichkeiten von auswärtigen, besonders deutschen Gelehrten wegen der gegenwärtigen Wirtschaftskrise nicht voll ausgenützt werden. Aber der Seetiersversand ist dermaßen gestiegen, daß er mit den vorhandenen Mitteln kaum bewältigt werden kann. Ungefähr die Hälfte der lebend verschickten Seetiere geht an deutsche Schauaquarien. Zur Behebung der seit dem Kriege bestehenden Versandschwierigkeiten werden Vorschläge gemacht. Geplant sind die Errichtung eines Magazines, die Erweiterung des Sammlungsraumes, die Erneuerung der Fischereiboote, die Komplettierung der Institutsbibliothek und eine möglichst vollständige Bestandsaufnahme der gesamten Tier- und Pflanzenwelt der Bucht von Rovigno. Nach der wertvollen Zusammenstellung von VATOVA (1928) sind gegenwärtig rund 1300 Tiere und 700 Pflanzen bekannt. Spezialisten, die sich an diesen faunistischen und floristischen Arbeiten beteiligen wollen, hofft die Leitung für längeren, mehrmonatlichen Aufenthalt besondere Begünstigungen verschaffen zu können.

12. Herr Prof. HEINRICH J. FEUERBORN (Münster i. W.):

Das Cyprisstadium des Süßwasser-Rhizocephalen *Sesarmoxenos*.

(Mit 2 Abbildungen.)

Durch die, jetzt gerade 50 Jahre zurückliegenden, bewunderswerten Untersuchungen DELAGES über die Entwicklung der *Sacculina* wurde die Lebensgeschichte der *Rhizocephalen* in ihren wesentlichsten Zügen aufgehehlt. Bis heute aber ist, wie bei den anderen parasitischen Rankenfüßlern, so auch bei diesen noch sehr viel Rätselhaftes in morphologischer, physiologischer, entwicklungsgeschichtlicher und phylogenetischer Hinsicht übrig geblieben.

Für manche dieser ungeklärten und zum Teil brennenden Fragen — es sei nur an die sogenannte parasitäre Kastration erinnert — mag der von der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition auf Java, in unmittelbarer Nachbarschaft des Laboratoriums von Tjibodas, entdeckte Süßwasserrhizocephale *Sesarmoxenos gedehensis* mihi ein willkommenes und günstiges Untersuchungsobjekt abgeben.

In meinem Bericht über diesen Rhizocephalen, dessen Entwicklung direkt zur Cyprislarve führt, konnte bereits auf Grund ein-

gehender und zeitraubender Untersuchungen eine Reihe von Angaben über die Organisation dieser Larve gebracht werden. Ich zweifelte zunächst, an dem vorhandenen Material noch zu wesentlich weiter und tiefer gehenden Erkenntnissen vordringen zu können. Die teilweise sehr auffallenden Beobachtungen jedoch und allerlei Erwägungen, die sich aufdrängten, ließen mich immer wieder zur Immersion greifen, in der Erwartung, vielleicht doch einmal zu einer Erklärung wenigstens der wesentlichsten Geheimnisse dieses merkwürdigen Gebildes zu gelangen. Wenn auch heute noch trotz aller aufgewandten Mühe dieses Ziel nicht ganz erreicht ist, so tragen die Mängel des Materiales die Schuld daran. Eine letzte Aufklärung über die Einzelheiten im morphologischen Aufbau dieser Larve, die ich geradezu als ein Kabinettstück organischer Gestaltung bezeichnen möchte, wird nur an einem neuen, mit besonderen Methoden zubereiteten Material und unter Kontrolle am lebenden Objekt, an den Vorgängen der früheren Entwicklung und der Metamorphose zum Endoparasiten, schließlich durch neue Untersuchungen auch der Cyprislarve anderer Cirripeden zu erreichen sein. Hierzu anzuregen, ist mit der Zweck dieser Ausführungen.

Bereits die damaligen Untersuchungen der Cyprislarve hatten zu einigen bedeutsamen neuen Feststellungen geführt. Wo DELAGE und andere das Ovar oder eine embryonale Zellenmasse sahen, liegt das voluminöse Cerebralganglion. Eine reiche Gliederung zeigt das System der Drüsen und des Muskelapparates. Im hinteren Kopfabschnitt wurde ein merkwürdiges paariges Organ aufgefunden, von dem ich angab, daß es vielleicht als Niere funktioniere, aber wahrscheinlich noch andere Aufgaben habe.

Der wichtigste Befund war die Feststellung, daß die Larve bereits vor dem Ausschlüpfen aus dem Brutsack mit der Bildung einer Art Hypodermiskappe die Häutung zum sogenannten Kentrogon begonnen hat, und daß an der Ventralseite dieser Kappe offenbar als Abkömmling des früher hier gelegenen Bohrmundes und Vorderdarmes sich die Stechborste oder das Stechrohr des Kentrogon anlegt, womit für die phyletische Beziehung der Rhizocephalen zu Formen mit einem Bohr- oder Stechmund, d. h. etwa den *Ascothoracica*, ein deutlicher Hinweis gegeben war.

Die Frage aber, wie es zur Bildung dieser »kentrogonalen Hypodermiskappe« kommt, wie überhaupt die Häutung zum Kentrogon sich im einzelnen vollzieht, war es in erster Linie, die zu weiteren Untersuchungen der Cyprislarve zwang.

Bevor ich nunmehr diesen Häutungsprozeß auszudeuten versuche, seien zunächst einige der neueren Untersuchungsergebnisse mitgeteilt. Es handelt sich zum Teil um Berichtigungen früherer Angaben, zum Teil um neue Feststellungen (Abb. 1).

Es darf als bekannt vorausgesetzt werden, daß bei der Larve der Cirripeden einmal der Thorax einschließlich seines abdominalen Anhangs von hinten-unten her, zum andern vorn die beiden Haftantennen tief in den Körper eingesenkt sind, dessen Schale somit dem Kopfpanzer entspricht. Die Schale mißt bei der Cyprislarve von *Sesarmoxenos* im Durchschnitt $250 \times 100 \mu$, entspricht also der mittleren Größe eines *Paramaecium*. Diese geringe Körpergröße wolle man sich bei allem folgenden vor Augen halten.

Das Auge der Larve hat drei Becher, von denen 2 dorsolateral und einer ventral liegen, mit je einem innen gelegenen Glaskörper. Zu den damals angegebenen Drüsen ist eine Reihe weiterer, nur bei bestimmter Fixierung und Färbung nachweisbarer, hinzugekommen, so z. B. eine traubige Drüse jederseits im Stirnteil, deren Ausführungsgang in die Antenne verläuft, so daß nunmehr je in die Greifhand der Antenne diese traubige Drüse, 2 einzellige Drüsen und schließlich die interessante Rosettendrüse mit ihrem muskulösen Pumpapparat einmünden. Die übrigen Drüsen sind äußere Schmier- oder Klebdrüsen.

Rätselhaft ist noch immer das paarige Organ im Hinterkörper. Es enthält je 2 verschiedenartige Hohlgänge, von denen der eine gerade verläuft und ohne Zweifel chitinige Auskleidung hat, der andere gewunden ist und eine dicke Wandung besitzt, die bei gewissen Färbungen deutlich feine Verdichtungen erkennen läßt. Ich halte auch diese Rohrwandung für Chitin, das vielleicht spannfederartig zusammengeschoben ist. Ebenso sehe ich nach der ganzen färberischen Reaktion als Chitin jene röhrenartigen, homogenen, einfachen oder verzweigten Gebilde an, die anscheinend dem Lumen des gestreckten Kanals ansitzen. Damit wäre das ganze Organ jedenfalls nicht als Niere, sondern als ein komplizierter hypodermoidaler Chitinapparat anzusprechen, der vielleicht keine andere als irgendeine Funktion bei dem Häutungsprozeß zum Kentrogon hat. Der gewundene Gang scheint im Innern der Hypodermiskappe an einer Verdickung der Hypodermis zu enden, der gestreckte Gang geht in nicht feststellbarer Weise weiter in die Kappe hinein und verläuft sich dort. Die erwähnte Hypodermisverdickung liegt über dem Schalenschließer.

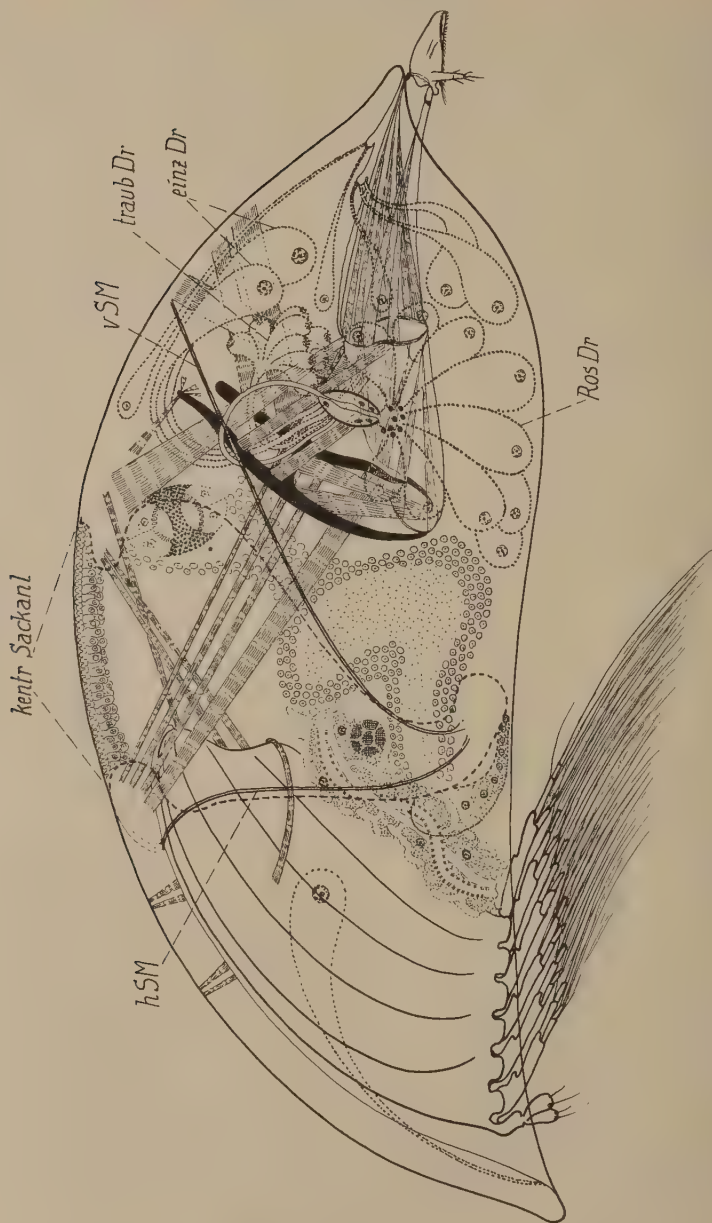


Abb. 1. Die Cyprislarve von *Sesarmoxenos gedehensis* aut. — Die Extremitäten, Muskeln und Drüsen sind nur einseitig dargestellt. *Ros Dr* = Rosettendrüse mit Pumpapparat; *traub Dr* = traubige Drüse; *einz Dr* = 2 einzellige Drüsen (münden sämtlich in die Greifhand der Antenne); *kentr Sackantl* = Anlage des (äußeren) Kentrogonsackes, dessen seitliche und ventrale Grenzen durch stark punktierte Linien angedeutet sind; *hSM* und *vSM* = hintere und vordere Kentrogonsackmuskeln.

(NB. Die Figur gibt die wesentlichen Verhältnisse nach neueren Untersuchungen wieder, möge aber noch nicht als endgültige Darstellung betrachtet werden.)

Der Thorax, durch 5 Paare von Verstärkungsleisten in seiner Chitinhaut straff gespannt, wird durch eine Gruppe von Retraktoren eingezogen, durch ein Paar von Adduktoren herausbewegt. Zwischen Schale und Einstülpungsmembran über dem Thorax finden sich 8 Paare von kleinen Muskeln, die nach Beobachtungen am lebenden Objekt (in meiner in Buitenzorg angefertigten Skizze sind hier »rhythmische Pulsationen« angegeben) die Bedeutung von Atemmuskeln zu haben scheinen, indem sie eine regelmäßige Erneuerung des Wassers bewirken, das rings den Thorax umspült.

Eine reiche Differenzierung weist die Bewegungsmuskulatur der beiden Greif- oder Haftantennen auf. Hervorzuheben sind die 4 Paare von Retraktoren, die von hinten her kommen, von denen drei Paare an den Innenseiten der Schulerspangen ansetzen, das vierte Paar durch die oberen Zinken der Schulerspangen hindurch an die Basis der Unterarme zieht (um bei der Bezeichnung »Schulterspange«, »Oberarm«, »Unterarm« und »Greifhand« der Antenne zu bleiben). Durchweg bei sämtlichen Muskeln, auch den kleinsten, konnte eine Trennung in zwei getrennte Stränge beobachtet werden.

Zwischen den Ansatzstellen der Retraktoren des Thorax und der Retraktoren der Antennen an der Schale der Larve erstreckt sich der dorsale Bereich der erwähnten »kentrogonalen Hypodermiskappe«, die nunmehr als »Anlage des Kentrogonsacks« bezeichnet sei. Die Anlage verbreitert sich nach den Seiten hin, zieht dann weiter unter starker Verschmälerung zu beiden Seiten des Schalenschließers vorbei, diesen umgreifend, nach der Ventralseite hin, um hier mit eigenartigen Faltungen und einer inneren rohrartigen Bildung unter dem hinteren Teile des Ganglions zu schließen.

In diesen ventralen Verschuß der Sackanlage enden zwei Paare winziger Muskeln, von denen das eine Paar von vorn her aus dem Stirnbereich kommt, dicht unter der Schale verlaufend, das andere Paar, größtenteils innen am hinteren Rande der Sackanlage hinziehend, dorsal über dem Thorax an der Einstülpungsmembran inseriert und hier anscheinend durch sehnige Stränge mit der Hypodermiskappe verbunden ist. Die beiden Muskelpaare seien als vordere und hintere Kentrogonsackmuskeln bezeichnet.

Die Sackanlage selbst besteht im fertigen Zustande aus einem geschichteten Epithel und einer darüber liegenden dicken und stark gefalteten Chitinhaut.

Der ventrale Teil der Sackanlage ist äußerst schwer in seinen Einzelheiten aufzuklären. Nach vorn hin unter dem Nervensystem befindet sich eine unverkennbar stark zusammengeschobene dicke Lage von Chitin, in welche jedenfalls zum Teil die Endungen der beiden Paare von Sackmuskeln hineinziehen, während anscheinend andere Stränge dieser Muskeln in oder an dem rohrartigen Hohlraum enden. Dieser zentrale Hohlraum ist von epithelartig angeordneten Zellen umgeben, deren Kerne sich von denen der Hypodermis deutlich unterscheiden; nach hinten und unten schließt sich ein mit dem Hohlraum in Verbindung stehender Strang von unverkennbaren Drüsenzellen an.

Sehen wir nun zunächst, was DELAGE über die Cyprislarve von *Sacculina* und ihr Schicksal berichtet.

Nachdem die Larve sich an der Haarbasis einer Krabbe festgeheftet hat, wird der Thorax abgeworfen. Gleichzeitig kontrahiert sich der Weichkörper und entfernt sich wie bei einer Häutung von der Chitinhülle. Auch aus den Antennen wird der Weichkörper herausgezogen. Die Drüsen im Vorderkörper lösen sich auf, die Muskeln verschwinden, und alle überflüssigen Organteile: Auge, Pigment, Drüsenreste und Dotterkugeln, verlassen den Körper größtenteils durch das weite Loch, das hinten durch das Abreißen des Thorax entstanden ist. Nur einige Dotterkugeln sind schon vorher unter Beiseiteschieben von Hypodermiszellen aus dem Körper seitlich herausgedrückt worden.

Machen wir hierzu die Anmerkung I:

Muß es nicht als ein unbedingt (zumal für einen Süßwasserorganismus) lebensgefährdendes Wagnis betrachtet werden, eine durch Zerreißen der Körperwandung entstandene größere Wundöffnung für längere Zeit (2–3 Stunden) offen zu halten, bis das Herauswandern entbehrlicher Teile aus dem Körperinnern beendet ist?

Wie hat man sich überhaupt rein mechanisch dieses Abwandern von Auge, Pigment, Dotter, Muskel- und Drüsenresten vorzustellen?

Nach DELAGE ist dieser ganze geschilderte Vorgang in etwa 3 Stunden nach der Fixation beendet. Dann schließt sich der Hypodermisack so außerordentlich schnell, daß DELAGE den »Modus agendi dieses Phänomens« nicht feststellen konnte. Sofort nachdem der Sack vollständig ist, beginnt die Bildung seiner neuen Chitinhülle. Etwa 12 Stunden nach der Fixation ist ein geschlossener chitineriger Sack vorhanden (»äußerer Kentrogonsack«), der vorn mit dem Chitin der beiden Haftantennen, und zwar der Basis des Unterarmabschnittes verbunden ist, mit dem auch noch Chitinteile des Oberarms und der Schulterspangen zusammenhängen, während die Cyprisschale keine Verbindung mehr mit den Antennen und dem gebildeten Kentrogonsack hat. Vorn beginnt nunmehr innerhalb dieses Sackes die neue Häutung zum eigentlichen Kentrogon mit der Bildung der Bohrrkanülenspitze.

Hierzu die Anmerkung II:

Für die Häutungsprozesse chitinhäutiger Tiere ist zu beachten, daß die Bildung des Chitins eine streng polare Funktion der Hypodermiszellen ist und nur im Zusammenhang dieser Hypodermiszellen vonstatten geht. Meines Erachtens steht und fällt mit dieser Eigentümlichkeit des Chitinbildungsprozesses überhaupt der ungestörte Ablauf der Häutung, die also niemals eine partielle sein kann. Es ist daher auch für die Häutung der Cyprislarve zu fordern, daß sie — falls nicht ganz anormale Einrichtungen vorliegen sollten — im Zusammenhang erfolgt, das heißt z. B. im Bereich der Antennen die gesamten inneren Einstülpungen mitmacht. Das neue Chitin des entstehenden Kentrogonsackes kann natürlich auch nicht unmittelbar mit dem alten Chitin der Antennen verbunden sein, weil ja dieses mit dem Schalenchitin in Verbindung steht. Man erkennt, daß der Häutungsvorgang sicher nicht so einfach ist, wie ihn DELAGE sich vorgestellt zu haben scheint.

Am Ende des zweiten Tages nach der Fixation hat sich der Bohrstachel in der Weise ausgebildet, daß am Vorderende des neuen inneren Kentrogonsackes eine Einstülpung erfolgte und der Bohrstachel durch Wachstum an seiner Basis sich ständig verlängerte. Nunmehr beginnt die Cyprisschale sich zu entfernen. Man beachte, daß noch Auge, Pigmentreste usw. in der Schale liegen, und überhaupt das Abwerfen der Schale erst jetzt erfolgt.

Am 3. bis 4. Tage nach der Fixation ist das Kentrogon fertig. Es beginnt die Devagination und das Einbohren des Bohrstachels durch den Panzer der Krabbe. Durch welche Kräfte dies geschieht, hat DELAGE nicht feststellen können. Schließlich wandert, etwa am 6. Tage nach der Fixation, der Inhalt des inneren Kentrogonsackes, nach DELAGE Ektoderm und Keimdrüse, durch die Bohrkanüle in den Krabbenkörper ein, um hier als *Sacculina interna* ihr parasitisches Leben zu beginnen.

Hierzu die Anmerkung III:

Ebenso, wie anzunehmen ist, daß die Entfernung des Thorax nach der Fixation, das Herauswerfen entbehrlicher Teile aus dem Körperinnern und das Abwerfen der Schale unter Loslösung vom Chitin der haftenden Antenne nicht ohne gesetzmäßig eintretende Mechanismen vor sich geht, fordert auch der Vorgang des Einbohrens der Bohrkanüle durch den Wirtspanzer das Vorhandensein ganz bestimmter mechanischer Einrichtungen, nach denen gesucht werden muß.

Setzen wir die Richtigkeit der Angaben DELAGES über den äußeren Ablauf der geschilderten Vorgänge voraus — und wir haben dazu Ursache angesichts der Äußerung dieses scharfen Beobachters, daß er wohl 50mal die Bildung des Kentrogon verfolgt habe —,

so bleibt immerhin eine Reihe recht dunkler Einzelheiten, deren Klärung zum vollen Verständnis dieser Vorgänge notwendig ist. Da die Cyprislarve von *Sesarmoxenos* die Häutung zum Kentrogon, jedenfalls die zum »äußeren Kentrogonsack« DELAGES, die sich bei der Cyprislarve von *Sacculina* erst nach der Fixation zu vollziehen scheint, offenbar bereits innerhalb des Brutsackes durchführt, mußte der Versuch gemacht werden, wenigstens diesen Häutungsprozeß — der mir der schwierigste Punkt im Ablauf der geschilderten Umbildungen zu sein scheint — an unserer Larve klar zu legen. Die Deutung, die ich hier lediglich nach den morphologischen Befunden zu geben wage, ist beeinträchtigt einmal durch den Mangel an genügenden Feststellungen über die erste Bildung der Kentrogonsackanlage, zum andern durch das Fehlen jeder Beobachtung über die spätere Entfaltung der Anlage bzw. überhaupt über die Vorgänge nach der Fixation der Larve am neuen Wirt. Ich glaube trotzdem, daß meine Deutung im wesentlichen richtig ist, jedenfalls die Gesichtspunkte aufzeigt, auf welche weitere Untersuchungen sich einzustellen haben.

Als unzweifelhaft feststehend darf vorausgeschickt werden, daß die damals als »kentrogonale Hypodermiskappe« bezeichnete Anlage den zum Teil sehr stark zusammengefalteten (äußeren) Kentrogonsack darstellt. Natürlich kann im dorsalen Bereich dieser Sackanlage infolge der Störung durch Muskelansätze nicht ein Zusammenschieben der Hypodermis bzw. einer neuen Chitinhaut von vorn oder hinten her erfolgt sein, wohl aber ist dies seitlich und ventral möglich, wo keine Muskeln im Wege sind. In der Tat sieht man bei jüngeren Stadien starke Hypodermiswucherungen unter dem Ganglion nach vorn hin und im Bereich der Schulterspangen bis zu dem Auge herauf, die bei der reifen Cyprislarve verschwunden sind. Dabei durchsetzen diese an den Schulterspangen heraufziehenden Wucherungen — was mir lange unerklärlich blieb — von der Ventralseite her in querrer Richtung den Körper zwischen Ganglion und Rosettendrüsen. Im seitlichen Bezirk über und vor dem Schalenschließer ist bei jüngeren Stadien festzustellen, daß die Hypodermiszellen, spindelförmig gestreckt, in nahezu strahliger Anordnung anscheinend in Beziehung zu dem paarigen Chitinapparat stehen, den ich bereits geschildert habe (vgl. Abb. 2, 1). Wie diese Beziehung ist, und welche Entstehung die erwähnten Gänge und homogenen Röhrengebilde haben, konnte bisher nicht ausfindig gemacht werden. Im ganzen vorderen Bereich des Körpers ist nichts von einer Hypodermiswucherung bzw. einer Häutung

Abb. 2. Schema der Häutung der Cyprislarve zum Kentrogon (hypothetisch). — Die dick punktierte Linie gibt die (äußere) Kentrogonsackhülle an, die dünn punktierte Linie das übrige Häutungschitin.

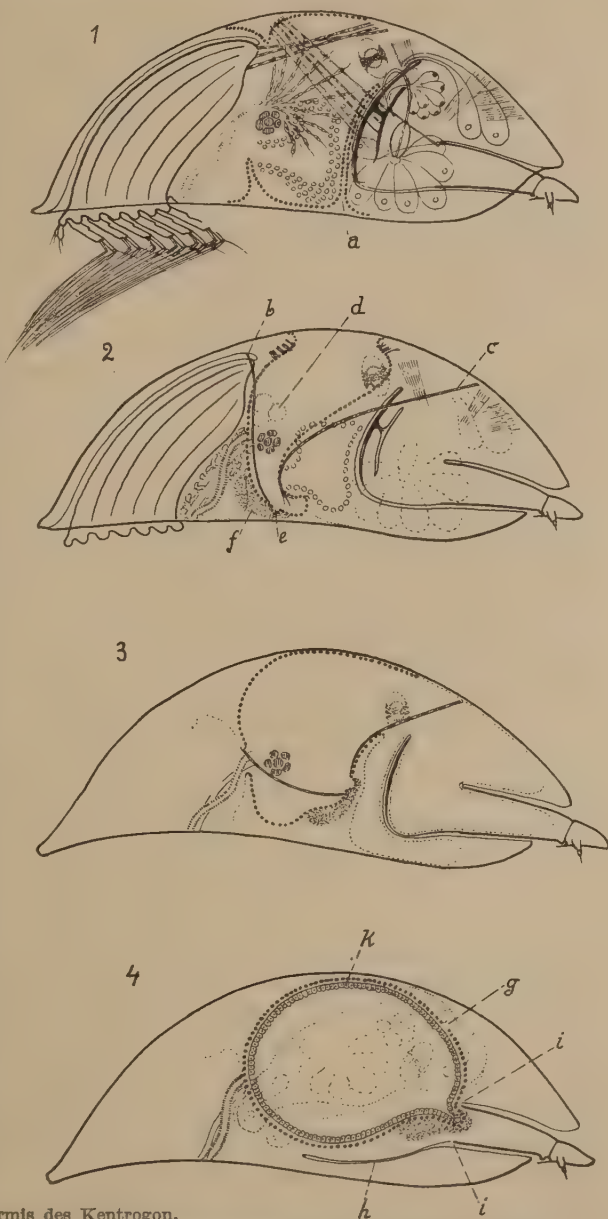
1 = erste Bildung der Kentrogonsackanlage;

2 = die reife Cyprislarve mit dem zusammengefalteten Kentrogonsack;

3 = die Larve nach der Fixation am Wirt, Entfaltung des Kentrogonsacks und Häutung des übrigen Körpers;

4 = kurz vor dem Abwerfen der Schale; zu beiden Seiten des Kentrogonsacks, dessen Hypodermis nunmehr geschlossen ist, liegt der zweilappige, dünnhäutige Sack mit den zu entfernenden Organresten.

— *a* = Hypodermiseinfaltung zwischen Ganglion und Rosettendrüsen; *b* und *c* = hintere und vordere Kentrogonsackmuskeln; *d* = dreiteilige Drüse über dem Schalen-schließer; *e* = Anlage des Bohrstachels; *f* = Anhangsdrüse der Bohrstachelanlage; *g* = Verbindungsstelle zwischen der dickwandigen Kentrogonsackhülle u. dem dünnhäutigen Chitinsack des Vorderkörpers; *h* = Chitin der Schulterspannen u. des Oberarms; *i* = Basis des Unterarms; hier verklebt der Kentrogonsack mit dem Chitin des Unterarms und wird das Chitin der Schale abgelöst; *k* = geschlossene Hypodermis des Kentrogon.



zu bemerken; man beachte, daß diese hier, sobald sie erfolgt, die ganzen Einfaltungen einbeziehen muß und überhaupt erst stattfinden kann, nachdem die Muskeln sich abgelöst haben.

Der ventrale Abschnitt der fertigen Sackanlage zeigt deutlich so starke Faltungen von Chitin, daß eine große Dehnungs- oder Entfaltungsmöglichkeit angenommen werden kann. Es dürfte sicher sein, daß bei dieser Entfaltung die beiden Sackmuskelpaare eine wesentliche Rolle spielen. Weiterhin scheint auch eine merkwürdige dreiteilige, schon beim lebenden Tiere durch ihre besondere Färbung hervortretende Drüse, die über dem Schalenschließer an der Stelle liegt, wo in der Hauptsache das Loch beim Abreißen des Thorax entsteht, für die Häutung von irgendeiner Bedeutung zu sein (Abb. 2, *d*).

Unter Berücksichtigung dieser und weiterer Eigentümlichkeiten des morphologischen Bildes, der Darstellung DELAGES (dessen Figuren man vergleichen wolle) und unserer Anmerkungen dazu ergibt sich die im folgenden kurz skizzierte Vorstellung über die Bildung und Entfaltung des Kentrogonsackes (Abb. 2).

Für den Bildungsprozeß ist wesentlich eine mit Chitinbildung verbundene Einfaltung der Hypodermis von unten her zwischen Ganglion einerseits, Rosettendrüsen und Schulterspangen andererseits, die zu beiden Seiten der hinteren Retraktoren der Antennen vorbei weithin nach oben sich einschiebt (Abb. 2, *a*). Diese Falte wird zurückgezogen, vielleicht unter Wirkung des paarigen Chitinorgans im Hinterkörper (oder aber der hinteren Sackmuskeln), wobei die vorderen Sackmuskeln gespannt werden. Inzwischen ist auch in den seitlichen, dorsalen und hinteren Teilen die Hypodermiskappe fertig und ventral die mutmaßliche Anlage des Bohrstachels gebildet worden. Ob diese letztere Anlage vorn im Bereiche der Einfaltung *a* oder aber erst nachträglich (nach Zurückziehung der Falte) gebildet wird, war nicht festzustellen.

Nach der Fixation und dem Abwerfen des Thorax durch Kontraktion des Schalenschließers erfolgt sofort, vielleicht unter Mitwirkung des hinteren Sackmuskelpaares, ein Verschluß der Sackanlage über der Wunde, wobei die erwähnte dreiteilige Drüse irgendein den Verschluß begünstigendes Sekret liefern mag, möglicherweise auch die homogenen (flüssiges Chitin enthaltenden?) Röhren des paarigen Chitinorgans in diesem Sinne funktionieren. Das paarige Chitinorgan selbst hat vielleicht nunmehr die Bedeutung einer Halte- oder Spannvorrichtung, die den Kentrogonsack hinten mit der Schale verbindet.

Die vorderen Sackmuskeln ziehen jetzt die ventralen und seitlichen Faltungen der Sackanlage derart nach vorn hin, daß dabei die erwähnten überflüssigen Teile des Weichkörpers gewissermaßen

ausgefaltet werden, d. h. ein Doppelsack entsteht, dessen eine Hälfte, von der dickwandigen Sackhülle gebildet, im wesentlichen das Ganglion enthält, während die andere Hälfte, von dem nunmehr sich ablösenden dünnhäutigen neuen Chitin des Vorderkörpers und seiner Einfaltungen eingehüllt, die zu entfernenden Organreste einschließt (Abb. 2, 3). Dieser letztere Sack, der ja (wegen des durch die Antennen bedingten medianen Spaltes, der an der Ventralseite der Schale von vorn bis zum hinteren Bereich der Rosettendrüsen geht) in seinen ventralen und seitlichen Teilen paarig ist, wird bei dem weiteren Vordringen des hinteren oder eigentlichen Kentrogonsackes an dessen beiden Seiten vorbei bzw. dorsal über ihn hinweg nach hinten gedrängt (Abb. 2, 4). Da hierbei zugleich die Häutung der Antennen sich vollzogen hat, sind die Öffnungen der Antennen von hinten her für die Anlage des Bohrstachels zugänglich. Vielleicht verklebt jetzt die Bohrstachelanlage vermittels eines Sekretes (Chitin ?) der ventralen Drüsenzellen mit einem der Antenneneingänge, so daß eine feste Verbindung mit dem Chitin der betreffenden Antenne hergestellt wird. Die Schale der Cyprislarve hängt hierbei ihrerseits noch mit der haftenden Antenne zusammen; zudem ist hinten der Kentrogonsack mit der Schale durch den Chitinapparat verbunden. Der lebende Organismus bleibt bei diesen Vorgängen ringsum durch Chitinhäute eingeschlossen.

Es ist jetzt nur noch die Annahme zu machen, daß die Hypodermis des vorderen dünnhäutigen Sackes entweder inzwischen zugrunde gegangen ist oder unter Hindurchlassen der zu entfernenden Teile sich in den eigentlichen Kentrogonsack zurückgezogen hat, wo jedenfalls ein Verschluß der Hypodermis an der Teilungsstelle (Abb. 2, 5) die Vorbedingung für eine nunmehr zu erfolgende neue Häutung zum »inneren« Kentrogonsack ist. Erst wenn dieser neue, geschlossene innere Sack sich gebildet hat, kann nunmehr die Cyprisschale nach Abreißen der dünnhäutigen Verbindungen abgeworfen werden, was mit den Beobachtungen DELAGES im Einklang steht. Es ist denkbar, daß bei dem Abreißen des Schalenchitins vom Chitin der Haftantenne (Abb. 2, 6) zugleich die mit dem Schalenchitin verklebte äußere Kentrogonsackhülle an dieser Stelle abreißt, so daß nunmehr zugleich mit dem Schalenchitin durch Vermittelung des hinteren paarigen Chitinapparates auch die äußere Kentrogonsackhülle mitsamt dem daran hängenden weichen Sack (der die Organreste enthält) abgeworfen wird, und nur mehr der innere geschlossene Kentrogonsack an dem Unterarm

der Antenne haften bleibt (das wäre allerdings eine Häutung mehr, als DELAGE annimmt).

Durch welche Kräfte dieses Abwerfen der Cyprisschale bewirkt wird, sowie ferner, inwieweit bei der nun folgenden Invagination und Devagination des inneren Kentrogonsackes bzw. dem Einbohren der Bohrkanüle nach unserer obigen Forderung noch bestimmte mechanische Einrichtungen (etwa die Sackmuskeln) eine Rolle spielen, kann naturgemäß aus den vorliegenden Beobachtungen nicht ersehen werden.

Die im vorstehenden gegebene Deutung über den Ablauf der Häutung zum Kentrogon ist zwar durchaus hypothetisch. Aber sie hat viele Gründe für sich und läßt vor allem den ganzen Häutungsprozeß als einen zwar äußerst sinnreichen, aber doch verhältnismäßig einfachen Vorgang erscheinen.

Das eine ist jedenfalls sicher: daß diese Cyprislarve von *Sesarmoxenos* berufen ist, über die noch vorhandenen Rätsel in der Lebensgeschichte der *Rhizocephalen* volle Aufklärung zu geben.

Es darf wohl als ein besonderes Merkmal der Anpassung dieses Rhizocephalen an das Süßwasserleben betrachtet werden, daß bei ihm die sogenannte abgekürzte Entwicklung zu einem so hohen Grade vorgetrieben wurde, daß die ausschlüpfende Cyprislarve bereits das nächste Entwicklungsstadium fertig in sich einschließt und augenscheinlich befähigt ist, unmittelbar nach der Geburt ihr parasitisches Leben zu beginnen, während bei der marinen *Sacculina* vom Schlüpfen des Nauplius bis zum Eindringen des Kentrogon rund 14 Tage vergehen.

Literatur.

DELAGE, Y., Evolution de la Sacculine. Arch. Zool. expér. et gén. 2. sér., tome 2, 1884.

FEUERBORN, H. J., Ein Rhizocephale und zwei Polychäten aus dem Süßwasser von Java und Sumatra. Verh. Intern. Ver. f. theor. u. angew. Limnologie. Bd. V, 1931, pg. 618—660.

13. Herr Dr. J. H. SCHUURMANS STEKHOVEN jr. und Herr Dr. L. A. DE CONINCK, Aspirant N. F. W. U.-Brüssel:

Morphologische Fragen zur Systematik der freilebenden Nematoden.

(Aus dem zoologischen Laboratorium der Reichsuniversität Utrecht.)

(Mit 2 Abbildungen.)

Die Schwierigkeit, die freilebenden Nematoden systematisch einzugliedern, liegt wohl hauptsächlich in dem Umstand, daß diese

meistens außerordentlich lang gestreckten Tiere äußerlich anscheinend wenig Anhaltspunkte zur Unterscheidung bieten.

Sie sind nämlich nach dem Prinzip gebaut, mit spärlichem Material und relativ wenigen Bausteinen ein festes, starres, jedoch biegsames Ganzes zu konstruieren. Selbstverständlich bleibt dann wenig Gelegenheit für ausgiebige äußerliche Differenzierung, so daß die systematisch wichtigen Merkmale beschränkt sind. Für das System lassen sich nur solche Merkmale in Betracht ziehen, die auf Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den verschiedenen Formen hindeuten.

Von den inneren Merkmalen ist leider bisher, in bezug auf die freilebenden Nematoden nur sehr wenig bekannt in Zusammenhang mit technischen Schwierigkeiten. So wissen wir z. B. nicht, inwieweit die Struktur des Nervensystems und die Verteilung der Muskulatur (Polymyarier und Meromyyarier) sich systematisch bewerten lassen, da die freilebenden Nematoden in dieser Hinsicht noch nicht untersucht sind. Von den wenigen auf diesem Gebiete bekannten Daten sei hingewiesen auf die polymyare Beschaffenheit der Enopliden-Längsmuskulatur, während sich bei den Rhabditiden (Anguilluloidea) eine meromyare Längsmuskulatur ausgebildet hat. Aus diesem Grunde muß *Diphtherophora*, die früher in die Nähe von *Dorylaimus* (eine Enoplide) untergebracht wurde, in die Familie der Rhabditiden übersiedeln (DE CONINCK 1931).

Im Excretionssystem lassen sich verschiedene Entwicklungslinien vermuten, die aber ein eingehenderes Studium erfordern. So ist es fraglich, ob die Hautdrüsen der Seitenfelder mit der Ventraldrüse oder der H-förmige Excretionsapparat genetisch in Zusammenhang stehen. Bei manchen Formen ist der Excretionsapparat leider noch nicht entdeckt.

Besser untersucht und deshalb besser brauchbar für die Systematik sind die Geschlechtsorgane. Leider sind sie fast alle nach demselben Typus gebaut und nur durch sekundäre Merkmale unterschieden. Im weiblichen Geschlechtsapparat kommen nur in Betracht die Einfach- oder Paarigkeit der Ovarien und die Lage der Vulva. Wichtiger sind die Unterschiede im männlichen Geschlecht, besonders im Spicularapparat und in den Ergänzungsorganen (prae-, post- oder circumanale Papillen, Borsten oder Dornen, praeanale Haftorgane, Bursa copulatrix usw.).

Das Vorhandensein von Schwanzdrüsenzellen und die Verteilung derselben ist mitunter von der Schwanzgestalt und dem

Substratum abhängig. Systematisch aber spielen sie eine nur untergeordnete Rolle.

Leicht zugänglich und viel benutzt für klassifikatorische Zwecke ist die Beschaffenheit der Mundhöhle und des Vorderdarmes, die eine außerordentlich große Formverschiedenheit aufweist, welche in direktem Zusammenhang mit der Art der Nahrungsaufnahme steht (SCHUURMANS STEKHOVEN 1931). In den verschiedenen

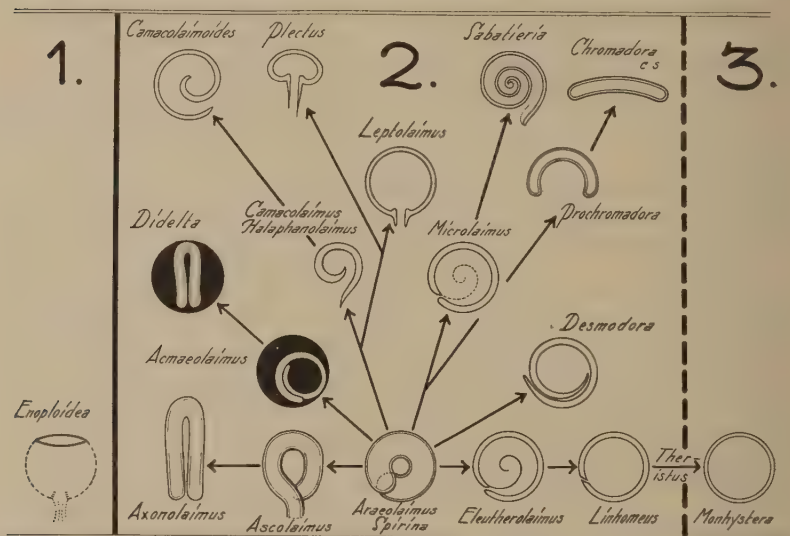


Abb. 1. Schema zur Erläuterung der Entwicklungslinien in den verschiedenen Typen der Seitenorgane bei: 1. Enoploidea; 2. Chromadoroidea u. Araecolaimoidea; 3. Monhysteroidea.

Gruppen haben sich ähnliche ernährungsphysiologische Anpassungserscheinungen ausgebildet. Man vergleiche die Stachelbildungen von *Dorylaimus* (Enoploidea), *Camacolaimoides* (Araecolaimoidea), *Onyx* (Chromadoroidea) und *Anguillulina* (Anguilluloidea).

Von den äußeren Merkmalen kommen in Betracht: 1. Die Struktur der Seitenorgane; 2. die Symmetrieverhältnisse am Vorderende, die sich in der Verteilung der Papillen bzw. Borsten ausdrücken; 3. die Genitalarmatur der männlichen Kopulationsorgane; 4. die Hautskulptur und 5. die Gestalt des Schwanzes.

Die Seitenorgane der freilebenden marinen Nematoden lassen sich bei genauer Untersuchung auf 3 verschiedene Haupttypen zurückführen (Abb. 1).

1. Der einfach spiralige Typus von *Araeolaimrus* und *Spirina*, von dem man die Seitenorgane von vielen anderen Gattungen, die in den Ordnungen der Chromadoroidea und der Araeolaimoidea zusammengebracht sind, ableiten kann.

2. Der kreisrunde Typus von *Monhystera* und *Theristus*, der sich höchstwahrscheinlich auch vom spiraligen Typus des *Araeolaimus* c. s. durch Verlust von Involutionen ableiten läßt und vielleicht nichts anders als einen versteckt spiraligen Typus darstellt (siehe weiter unten).

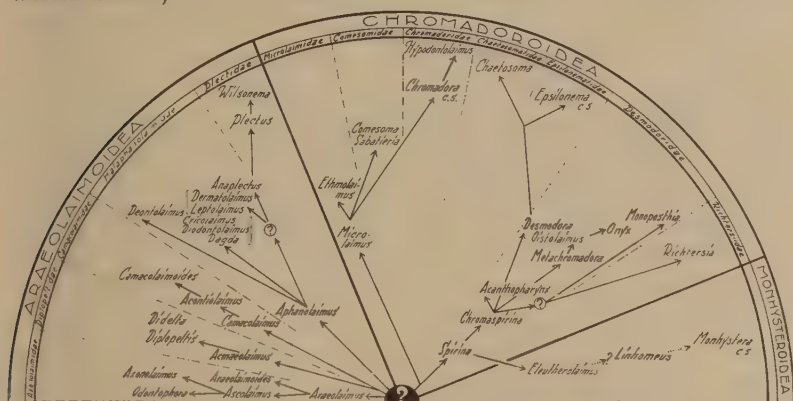


Abb. 2. Übersichtsbild von den *Araeolaimoidea*, *Chromadoroidea* und *Monhysteroidea* mit Angabe der darin angedeuteten Entwicklungslinien.

3. Der taschenförmige Typus der Enoploidea, der bis jetzt ganz gesondert dasteht.

Auf Grund dieser Typen und ihrer Abarten lassen sich verschiedene Verwandtschaftsbeziehungen bzw. Entwicklungslinien aufstellen, wie in der Abb. 2 angegeben.

So konnten wir eine ganze Menge von Gattungen (DE CONINCK-SCHUURMANS STEKHOVEN 1933), deren systematische Stellung zweifelhaft war, mit anderen in genetischen Zusammenhang bringen. Eine Ausarbeitung dieses Prinzips führte zum untenstehenden Schema (Abb. 2), das die Araeolaimoidea, Chromadoroidea und Monhysteroidea zusammenfaßt und auf gemeinschaftliche Grundformen zurückbringt. Daß hier ein natürliches System angebahnt wird, folgt aus der Tatsache, daß man beim vergleichend-anatomischen Studium anderer morphologischer Merkmale zum selben System gelangt.

In den Axonolaimidae läßt sich ein Entwicklungsweg der Mundhöhle verfolgen, der demjenigen der Seitenorgane parallel geht.

Bei den Halaphanolaimidae haben wir ähnliches in bezug auf die Genitalarmatur der Männchen. Hier besitzen die primitiveren Formen eine Reihe von praeanalen Tubuli, die in Rückbildung begriffen ist (*Aphanolaimus* → *Deontolaimus*). *Anaplectus* stellt eine Zwischenstufe zwischen den marinen Halaphanolaimidae und den terricolen bzw. süßwasserbewohnenden Plectidae dar.

Auch für die Chromadoroidea konnten wir ein einheitliches Bild entwerfen. Das Schema will zu gleicher Zeit die enge Verwandtschaft zwischen Araeolaimoidea und Chromadoroidea im Bild bringen. Der einzige Unterschied zwischen den beiden Ordnungen ist das Vorhandensein eines supplementären Kreises von Kopfsinnesorganen bei allen im Schema aufgeführten Chromadoroidea. Tatsächlich sind hier 3 Kreise von Sinnesorganen vorhanden: a) ein Kreis von 6 Lippenpapillen; b) ein Kreis von 6 Kopfpapillen bzw. -borsten; c) ein Kreis von 4 Kopfborsten, während bei den Araeolaimoidea nur der Kreis der 6 Lippenpapillen und der 4 Kopfborsten vorkommt.

Zu den Chromadoroidea rechnet man überdies noch: 1. die Cyatholaimidae und 2. die Choanolaimidae, zwei Familien, die sich von den anderen Chromadoroidea dadurch unterscheiden, daß hier statt der üblichen 3 Kreise nur 1 Kreis von Lippenpapillen und 1 Kreis von 10 Kopfborsten vorkommt. Es ist uns augenblicklich noch nicht möglich, den genetischen Zusammenhang zwischen diesen Familien und den anderen Chromadoroidea mit Gewißheit ausfindig zu machen, obwohl die Feststellung der exakten Position wichtig wäre angesichts der Tatsache, daß sowohl bei den Enoploidea wie bei verschiedenen Monhysteroidea ein einziger Kreis von 10 Kopfborsten vorkommt. Wir sind aber geneigt, die genannten 2 Familien bei den Microlaimidae anzugliedern.

Überhaupt scheint die Kopfsymmetrie bzw. die Zahl der Kopfsinnesorgane gewissen Schwankungen unterworfen zu sein, und zwar dermaßen, daß sessile Formen nach einer Vermehrung, kriechende Formen nach einer Herabsetzung der Zahl der Kopfsinnesorgane streben. Dies geht an einer Abänderung der Anordnung genannter Organe gepaart.

Bei den terricolen Formen z. B. sehen wir eine starke Degression in der Ausbildung der Kopfanhänge (Borsten) hervortreten, während verschiedene marine Formen (*Steineria*, *Chaetosoma*, *Enoplolaimus*) eine bisweilen außerordentlich starke Vermehrung derselben aufweisen.

Betreffs der Monhysteroidea möchten wir bemerken, daß dazu eine Gruppe von Genera gebracht werden, nämlich *Eleutherolaimus*, *Linhomoeus* und verwandte Gattungen, die einerseits mit den typischen Monhysteriden zusammenhängen, andererseits auf Grund der Kopfsymmetrie, des versteckt-spiraligen Baues der Seitenorgane und der Genitalarmatur unzweifelhafte Anklänge mit *Spirina* bzw. den Chromadoroidea aufweisen.

Wir glauben annehmen zu dürfen, daß das entworfenene Bild als Arbeitsschema eine vielversprechende Basis für weitere eingehende Untersuchungen darstellt.

Literatur.

- DE CONINCK, L. A. (1931), Sur 3 espèces nouvelles de Nématodes libres trouvées en Belgique. Bull. Mus. R. Hist. Nat. de Belgique VII, Fasc. 11.
 — u. SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. jr., The freeliving marine Nemas of the belgian Coast II, with some general remarks on the structure and the system of Nemas. Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belgique (in Vorbereitung).
 SCHUURMANS STEKHOVEN, J. H. jr. (1931), Die Probleme der Ernährung und Verdauung bei den freilebenden und parasitären Nematoden. Verh. Dtsch. Zool. Ges., Utrecht 34: 115–119.

Diskussion: BRESSLAU.

14. Herr Dr. ANTON KOCH (Breslau):

Ueber künstlich symbiontenfrei gemachte Insekten.

(Aus dem Zool. Institut Breslau).

(Mit 3 Abbildungen.)

Wie ich unlängst in einer vorläufigen Notiz im Biologischen Zentralblatt mitteilen konnte, gelang mir bei *Sitodrepa panicea* L., einer Anobiide, der sichere Nachweis für die Lebensnotwendigkeit der symbiontischen Hefen, welche die riesigen Mycetocyten der Mitteldarmblindsäcke besiedeln und durch eine komplizierte Übertragungseinrichtung auf die Nachkommen weitervererbt werden. Ich konnte weiterhin zeigen, daß bei einer experimentellen Ausschaltung der Saccharomyceten aus dem symbiontischen Cyclus der Verlust der Hefen durch Zusatzfütterung mit getrockneter Bierhefe völlig kompensiert werden kann.

Weitere in der Folge angestellte Fütterungsversuche mit symbiontenfreien *Sitodrepa*-Larven ergaben, daß außer Trockenhefe auch die eingedickten Hefeextrakte des Handels (z. B.: Zymaextrakt) die Schäden des Symbiontenverlustes völlig beheben können. Selbst der Versuch, an Stelle von Hefe frische oder getrocknete Weizenkeimlinge in zerriebenem Zustand dem Futter

beizumengen, führte zu positiven Ergebnissen. Wir haben es also mit Stoffen zu tun, die durchaus nicht spezifisch für die Saccharomyceten sind, sondern im Pflanzenreich weiter verbreitet zu sein scheinen. Was liegt da näher nun zu fragen:

Sind die Symbionten die Vitaminquellen für den tierischen Organismus?

Diese Fragestellung ist insofern nicht unbegründet, als wir einerseits wissen, daß die Hefe unter den Vitaminquellen an erster Stelle rangiert und wir andererseits bei unseren Experimenten in der Wachstumshemmung eine charakteristische Ausfallserscheinung gewisser Avitaminosen kennen gelernt haben.

Zur Prüfung dieser Frage setzte ich eine Versuchsreihe mit den 3 Vitaminen A (Vogan), D (Vigantol) und B₁ (Vitamin B-Pooder Batavia) an, die in genau abgemessenen Dosen der Grunddiät zugefügt wurden. Im Parallelversuch wurden dem Futter verschiedene Hefepräparate zugesetzt, und zwar: Zyma-Hefeextrakt, ein Handelspräparat, alkoholischer Hefeextrakt (unter Verwendung von 70% Alkohol) im Vakuum bei 55° C zur Sirupdicke eingengt, autoclavierter (2 Std. bei 120° C) Hefeextrakt (Zyma), Trockenhefe 2 Std. im Trockensterilisator auf 170° C erhitzt und schließlich die Rückstände, welche bei der Hefeextraktion mit Petroläther, 70% Alkohol und Alkohol-Petroläther verblieben. Die Versuche, die mit frischgeschlüpften sterilen Larven bei 31,5° C angesetzt wurden, wurden nach 26 bzw. 36 Tagen unterbrochen und die Größe der Larven durch Photographie oder Umrißzeichnung festgehalten. Ich möchte gleich an Hand der Photographien kurz das Ergebnis erläutern (Abb. 1). In völlig vitaminfreier Diät (vitaminfreies Casein Merk, Reisstärke, K₂HPO₄) ist, wie der Vergleich mit einer frischgeschlüpften Larve zeigt, kaum ein Zuwachs zu verzeichnen. Aber auch der Erfolg bei Verfütterung von Vitamin B₁, A und D oder A + B₁ + D ist ganz unbedeutend im Vergleich zu den Ergebnissen, welche bei Hefefütterung zu erzielen sind (Abb. 1₁₋₅). Diese Zwerglarven gehen alle früher oder später zugrunde. Das fettlösliche Antirachiticum D und das wasserlösliche Antineuriticum B₁, die beide in reichlicher Menge in Hefe vorkommen, scheiden also von vornherein aus.

Für das normale Wachstum der *Sitodrepa*-Larven müssen dann wohl die Wachstumsvitamine der Hefe verantwortlich zu machen sein, von denen bisher 8 in ihren Wirkungen verschiedene Faktoren nachgewiesen wurden. Eine genaue Durchprüfung dieser verschiedenen Wachstumsfaktoren steht noch aus. Dazu bedarf es un-

bedingt der Zusammenarbeit mit einem Spezialisten auf diesem Gebiet. Aber auf Grund einiger orientierender Versuche lassen sich die sich uns bietenden Möglichkeiten weiter einengen. 2 Stunden langes Autoclavieren des Hefeextraktes hat keinen Einfluß auf den Wachstumserfolg, Trockensterilisation der Hefe bei 170°C (2 Std.) bedingt nur eine geringe Herabsetzung der Wirksamkeit des Präparats (Abb. 1₉). Daraus geht hervor, daß wir es mit einem äußerst thermostabilen Wachstumsfaktor in der Hefe zu tun haben. In

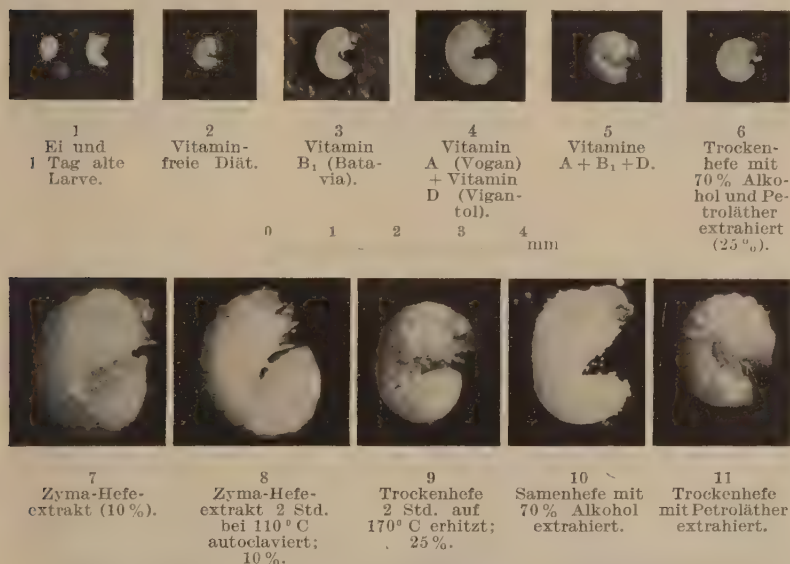


Abb. 1. 26 Tage alte, bei $31,5^{\circ}\text{C}$ aufgezogene Larven von *Sitodrepa panicea* bei gleicher Vergrößerung n. d. Leben photographiert.

schönster Weise harmonisieren diese Ergebnisse mit den Befunden KOLLATHS an jungen Ratten, der in der Hefe ebenfalls einen sehr thermostabilen Wachstumsfaktor nachwies, welcher erst bei 180°C zerstört wird, und den er als Hefe-Getreidefaktor (H.G.-Faktor) bezeichnet.

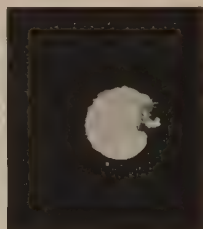
Durch Extraktion mit 70% Alkohol oder Petroläther geht nur ein Teil der wirksamen Substanzen in Lösung, wie der Vergleich der Larven Nr. 7 mit Nr. 10 und 11 zeigt (Abb. 1). Durch aufeinanderfolgende Anwendung beider Lösungsmittel dagegen werden sie völlig extrahiert (Abb. 1 Larve 6). Es sind also zumindest 2 Faktoren von verschiedener Löslichkeit zu berücksichtigen.

Hier müssen nun die weiteren Versuche einsetzen und es ist zu hoffen, daß mit Hilfe dieses außerordentlich günstigen Test-

objektes eine genauere Analyse der Hefefaktoren möglich ist. Abb. 2, welche 36 Tage alte Entwicklungsstadien von *Sitodrepa* bei gleicher Vergrößerung wiedergibt, soll einerseits zeigen, daß der H.G.-Faktor auch in Weizenkeimlingen enthalten ist, andererseits vor Augen führen, daß bei Verwendung verschiedener Nahrungs-



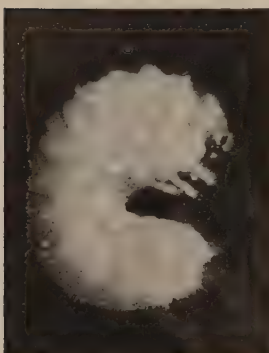
1
Vitaminfreie Diät



2
Trockenhefe mit 70 %
Alkohol und Petrol-
äther extrahiert (25 %).



3
Trockenhefe 2 Std.
auf 170° C erhitzt
(25 %).



4
10 % getrocknete
Weizenkeimlinge.



5
Alkohol. Trockenhefe-
extrakt.



6
Zymahefeextrakt
(10 %).

Abb. 2. 36 Tage alte Entwicklungsstadien von *Sitodrepa* bei gleicher Vergrößerung phot. (bei 31,5° C aufgezogen).

zusätze eine, wenn auch geringe Abweichung der Entwicklungsdauer zu verzeichnen ist.

Schließlich haben wir mit den sterilen *Sitodrepa*-Larven nun auch ein günstiges Material zur Hand für Versuche zur Synthese einer neuen Symbiose. Es ist möglich, den frischgeschlüpften, symbiontenfreien Larven fremde Symbionten mit der gereichten Nahrung einzuverleiben oder die Eier steriler Imagines mit dem Inhalt der Beschmiersäcke anderer Anobiiden (z. B. *Ernobius abietis*, *E. mollis*), Dorcatominen oder Cerambyceiden zu infizieren, wobei

zu beachten ist, daß die Symbionten aus den Mitteldarmblindsäcken sich keineswegs immer als infektionstüchtig erweisen müssen. Die ersten sondierenden Versuche in dieser Richtung sind bereits in Gang, jedoch ist es mir heute noch nicht möglich, darüber zu berichten.

Schließlich möchte ich noch ganz kurz auf Morphologie und Histologie der symbiontenfreien Mycetome eingehen. Die Mitteldarmblindsäcke einer ausgewachsenen Larve sind normalerweise sehr voluminös und bestehen aus riesigen Mycetocyten, die prall mit Hefen gefüllt sind. Bei der sterilen Larve gleichen Alters hingegen sind wohl noch 4 Darmaussackungen deutlich zu erkennen, aber sie erreichen bei weitem nicht die Dimensionen eines normal besiedelten Organes. Dieselbe Beobachtung können wir auch bei den viel zierlicher gebauten Imaginalorganen machen, die bei Anwesenheit der Symbionten aus vielen kleinen Säckchen bestehen, deren Innenwandung mit schlanken Mycetocyten besetzt ist, und die dem Ganzen einen mehr traubigen Charakter verleihen. Die Mitteldarmblindsäcke einer symbiontenfreien Imago erinnern dagegen im Grad ihrer Ausbildung und in ihrer Form mehr an die Larvalmycetome. Bei den Zwerglarven dagegen werden keine Mitteldarmblindsäcke angelegt. Das Fehlen der Blindsäcke ist aber nicht etwa durch den Symbiontenverlust bedingt, sondern lediglich auf die Wachstumshemmung zurückzuführen. Diese Zwerglarven haben durchaus infantilen Charakter und nehmen, sofern sie rechtzeitig in hefehaltiges Substrat umgesetzt werden, normale Dimensionen an, bekommen die Mitteldarmblindsäcke und entwickeln sich weiter bis zur Imago.

In der Ausbildung der symbiontischen Organe bei künstlicher Ausschaltung der pflanzlichen Insassen haben wir ein wichtiges Kriterium echter symbiontischer Einrichtungen aufgedeckt. Die Mycetome dürfen keineswegs als Gewebswucherungen gedeutet werden, die erst auf den Reiz der fremden Gäste hin angelegt werden, wie es etwa bei den Gallen der Fall ist. Vielleicht haben solche Faktoren einst eine derartige Rolle gespielt, als in phylogenetisch weit zurückliegenden Zeiten diese Organe mit dem Indienststellen der Symbionten erworben wurden. Heute aber sind sie erblich fixierte Einrichtungen, die in vielen Fällen während der Embryogenese schon vor der Besiedelung der Symbionten fix und fertig angelegt werden und die, wie ich gleich an einem weiteren Beispiel zeigen werde, auch bei Ausschaltung der Symbionten durch viele Generationen unverändert erhalten bleiben.

In erfreulicher Weise harmonieren meine Befunde an *Sitodrepa* mit den jüngst erschienenen Ergebnissen von ASCHNER und RIES an der Kleiderlaus, die ernährungsphysiologisch zu einer ganz anderen Gruppe von Symbiosen zu stellen ist, gehört sie doch als Blutsauger zu den extremen Nahrungsspezialisten. Leider erlaubt mir die Kürze der Zeit nicht näher auf diese schöne Untersuchung einzugehen, ich möchte nur erwähnen, daß es diesen Autoren gelang, durch Exstirpation der Magenscheibe, des Mycetoms der Kleiderlaus, die Symbionten ganz oder teilweise auszuschalten, und daß der Symbiontenverlust schwere Schädigung des Tieres (Muskelschwäche, Saugunfähigkeit, Ovogenesestörungen) und schließlich den Tod im Gefolge hatte. Rectale Injektion von Hefeextrakt vermochte die Schädigung wesentlich abzuschwächen und die Lebensdauer des operierten Tieres auf das doppelte zu verlängern.

Wenn auch bei *Sitodrepa* und *Pediculus* der Nutzen der Symbionten so klar zutage tritt, so müssen wir doch bei der Verallgemeinerung dieser ersten positiven Ergebnisse der experimentellen Symbiontologie vorsichtig zu Werke gehen. Es ist wohl mit Sicherheit anzunehmen, daß auch die übrigen vorwiegend in Holz minierenden Anobiiden und die Cerambyciden, welche sämtlich in Symbiose mit Saccharomyceten leben und dieselben durch einen Übertragungsmechanismus vom selben Bauplan weitervererben, ihren Vitaminbedarf mit Hilfe ihrer pflanzlichen Inwohner decken.

Aber an Hand eines weiteren Beispiels möchte ich zeigen, daß diese Vorsicht durchaus am Platze ist. *Oryzaephilus*, ein Cucujide, der eine ganz ähnliche Lebensweise führt wie *Sitodrepa*, lebt in Symbiose mit einem außerordentlich pleomorphen Bakterium. Wohnsitz der Symbionten sind hier bei Larve, Puppe und Imago 4 kompliziert gebaute Mycetome (vgl. KOCH 1931, Abb. 9), welche isoliert vom Darm im Fettkörper liegen. Jedes dieser Organe besteht aus 12–15 mehrkernigen Mycetocyten, deren jede in der Mitte einen auffallend großen Kern aufweist, und aus einer bindegewebigen Hülle, welcher der Riesenkern angehört, der die Mitte des Mycetoms beherrscht. Die Symbionten sind in Larve, Puppe und frischgeschlüpfter Imago schlauchförmig. Die Infektionsstadien (vgl. KOCH 1931, Fig. 11, 13, 14), die erst im geschlechtsreifen Tier auftreten, sind rund bis oval und diese Form behalten die Symbionten während der ganzen Embryogenese bis zu dem Zeitpunkt, wo in der jungen Larve das Mycetom seine endgültige, komplizierte Gestalt angenommen hat.

Zwecks Ausschaltung der Symbionten müssen wir bei *Oryzaephilus*, dessen Bakterien auf dem Wege der Ovarialinfektion auf die Nachkommen weitervererbt werden, natürlich einen ganz anderen Weg wählen wie bei *Sitodrepa*. Ein glücklicher Zufall lehrte mich, daß bei einer Temperatur von 36°C die Symbionten zugrunde gehen und symbiontenfreie Tiere in den Kulturen auftreten. Schrittweise kann man da verfolgen, wie allmählich die Zahl der Symbionten abnimmt, die Mycetocyten immer kleiner und dafür das Hüllgewebe um so mächtiger wird, dann nur mehr eine einzige Mycetocyte mit spärlichen Bakterienresten Kunde gibt von dem einst so üppigen Symbiontenschatz.

Schließlich schwinden auch diese Reste und wir haben endlich ein völlig steriles Mycotom vor uns (Abb. 3), das in der Hauptsache aus dem bindegewebigen Anteil des normalen Organs besteht. Als letzte noch deutlich erkennbare Reste der Mycetocyten lassen sich häufig noch Nester von

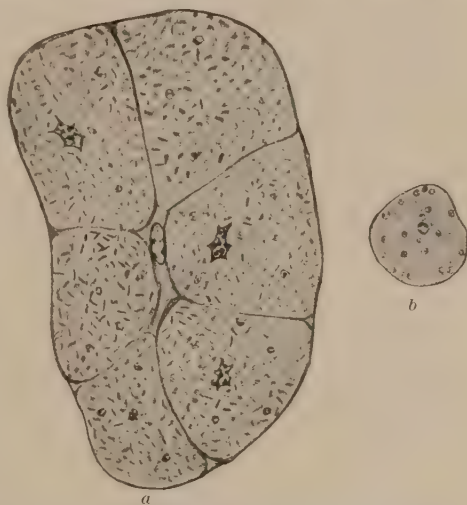


Abb. 3. *Oryzaephilus surinamensis* L. Imaginalmycetom. a) eines normal infizierten ♀; b) eines symbiontenfreien ♀ (bei gleicher Vergrößerung gezeichnet).

Kernen nachweisen, die mit den Zellkernen der Mycetomfächer identisch sind. Gewaltig ist der Größenunterschied zwischen infizierten und sterilen Mycetomen einer Imago und so ist es nicht zu verwundern, daß sie der ungeübte Beobachter leicht übersieht, zumal sie allseitig vom Fettkörper eingeschlossen sind (Abb. 3).

Temperaturversuche, die teils mit frischabgelegten Eiern, Larven verschiedensten Alters, Puppen und Imagines angestellt wurden, ergaben, daß *Oryzaephilus* durchaus nicht immer seine Bakterien bei 36°C verliert, sondern nur während ganz bestimmter besonders sensibler Phasen im Lebenszyklus dieses Käfers oder vielleicht besser gesagt seiner Symbionten. Wir machen nämlich die Erfahrung, daß Eier, Embryonen und Larven bis zur ersten Häutung sowie geschlechtsreife Imagines auf die Temperaturerhöhung reagieren, also Stadien aus dem Lebenszyklus von *Oryzaephilus*, die

sich durch den Besitz der runden Infektionsformen auszeichnen. Die Temperaturschwelle liegt zwischen 31,5° C und 33° C.

Merkwürdigerweise ließen sich bei diesem Objekt nicht die geringsten Ausfallerscheinungen bei Verlust der Symbionten nachweisen. Die sterilen Tiere, welche ich nun schon seit 2 Jahren durch viele Generationen gezüchtet habe, vermehren sich genau so wie die normal infizierten Tiere und besitzen dieselbe Entwicklungszeit wie diese. Auch bei Verabreichung einseitiger Nahrung (Kartoffelstärke z. B.) ist kein Unterschied zu bemerken.

Dennoch sind wir nicht berechtigt, den Symbionten von *Oryzaephilus* jegliche Bedeutung abzusprechen. Spricht doch gerade in diesem Fall die innige Verquickung zwischen Symbiont und Wirtstier, wie sie im Bau der Mycetome, dem Übertragungsmechanismus und der Vielgestaltigkeit der Bakterien zum Ausdruck kommt, für einen tieferen Sinn dieser Einrichtung, wenn wir ihn auch heute noch nicht zu erfassen vermögen.

Literatur.

- ASCHNER, M. (1931), Experimentelle Untersuchungen über die Symbiose der Kleiderlaus. *Naturw.* **20**, 501.
 — u. RIES, E. (1933), Das Verhalten der Kleiderlaus bei Ausschaltung ihrer Symbionten. Eine experimentelle Symbiosestudie. *Z. Morphol. Ökol.* **26**, 529.
 BREITSPRECHER, E. (1928), Beiträge zur Kenntnis der Anobiidensymbiose. *Z. Morphol. Ökol.* **11**, 495.
 BUCHNER, P. (1930), Tier und Pflanze in Symbiose. 2. Aufl. Berlin.
 — (1932), Der gegenwärtige Stand der neuen Symbioseforschung. *Der Biologe*, 2. Jg. 1-7.
 KIEFER, H. (1932), Der Einfluß von Kälte und Hunger auf die Symbionten der Anobiiden- und Cerambycidenlarven. *Zbl. Bakter. Parasitkd., II. Abt.*, Bd. 86.
 KOCH, A. (1931), Die Symbiose von *Oryzaephilus surinamensis* L. (Cucujidae, Coleoptera). *Z. Morphol. Ökol.* **23**, 389.
 — (1933), Über das Verhalten symbiontenfreier *Sitodrepa*-Larven. *Biol. Zentralbl.* **53**, 199.
 — (1933), Symbionten und Vitamine, *Naturw.* **21**, 543.
 KOLLATH, WERNER (1932-1933), Das Wachstumsproblem und die Frage des Zellersatzes in der Vitaminforschung. I.-VII. Mitteilung. *Arch. exper. Pathol. u. Pharmakol.* **167**, **168**, **170**.
 STEPP, W. u. KÜHNAU, J. (1933), Vitamine. Klinische Fortbildg. Neue Deutsche Klinik, Ergänzungsband I. Berlin 1933.

15. Herr Dr. HANS-JÜRGEN STAMMER (Breslau):

Neue Symbiosen bei Coleopteren.

Endosymbiosen sind besonders unter den Insekten verbreitet. Am häufigsten finden sie sich bei den Rhynchoten; doch steht diesen mit dem allmählichen Fortschreiten unserer Kenntnisse eine andere Insektenordnung an Mannigfaltigkeit kaum noch nach: die Coleopteren. Den bisher bekannten Endosymbiosen bei Käfern kann ich solche in sechs neuen Gruppen hinzufügen. Die Unter-

suchungen sind allerdings noch nicht immer voll abgeschlossen, teils laufen sie noch, teils hinderte die Seltenheit der Objekte bisher ein in Einzelheiten gehendes Studium.

Bekannt sind bisher bei folgenden Coleopterenfamilien Symbiosen: Die Anobiiden beherbergen als Larven und Imagines in Blindsäcken am Anfange des Mitteldarmes Saccharomyceten. Die Übertragung auf die Nachkommenschaft erfolgt durch Verunreinigung der Eischale mit den Symbionten, die aus den beim Weibchen vorhandenen Intersegmentalsäcken, Einstülpungen der Intersegmentalhaut zwischen Legeapparat und dem letzten Abdominalsegment, und Vaginaltaschen, Aussackungen der Vagina innerhalb des Legeapparates, abgegeben werden. In ganz ähnlicher Weise beherbergen die Larven zahlreicher Cerambyciden hefeartige Organismen in Mitteldarmblindsäcken; doch fehlen den Imagines diese Organe. Nur die Weibchen führen zur Übertragung noch die Symbionten in Intersegmentalsäcken. Ähnliche Einrichtungen, Blindsäcke am Anfang des Mitteldarms bei der Larve, muskulöse Intersegmentalspritzen beim Weibchen, besitzen die Cleoninen; die Symbionten sind hier — wie in allen folgenden Fällen — Bakterien. Bei den Lagriiden ist der larvale Sitz der Symbionten sehr eigenartig; er besteht aus drei geschlossenen, durch Einfaltung der Hypodermis entstandenen bakteriengefüllten Säckchen in den beiden letzten Thoracalsegmenten und im ersten Abdominalsegment. Als Übertragungsorgane dienen wiederum Intersegmentalsäcke und außerdem Legeapparattaschen, starke Einfaltungen des Legeapparates selbst. Die Donaciinen endlich führen ihre Symbionten als Larven wieder in vier Mitteldarmblindsäcken, während als Übertragungsdepots hier die umgebildeten Anfangsteile von zwei der malpighischen Gefäße benutzt werden.

Geringer ist die Zahl der Coleoptereengruppen, die ihre Symbionten in eigenen, vom Darm getrennten inneren Organen, Mycetomen, birgt. Unter den Cucujiden besitzt *Oryzaephilus* zwei solcher bakteriengefüllter, aus zahlreichen Syncytien bestehenden Mycetome. Ähnliche kugelig-ovale paarige Mycetome weisen die Lyciden auf. In ihnen finden sich jedoch zwei Symbionten, ein rundlicher in zentral gelegenen Syncytien und ein polymorpher, oft rosettenförmiger in peripher gelegenen. Bei *Oryzaephilus* und *Lycus* werden die heranwachsenden Eier durch Einwanderung der Symbionten infiziert. Außerordentlich mannigfaltig sind die Mycetome der Curculioniden, die bald als Kranz den Anfang des Mitteldarms umgeben, bald unpaar dem Darm an verschiedenen Stellen

anliegen können, bald Zellnester innerhalb des Fettkörpers oder des Darmfaserblattes darstellen. Selten werden diese bei den Larven vorhandenen Mycetome von den Imagines übernommen; meist werden sie umgebildet und verschwinden oft ganz. Die Übertragung erfolgt hier auf denkbar frühem Stadium, indem schon während der Furchung die Urgeschlechtszellen infiziert werden.

Den Curculioniden nahe verwandt sind die Ipiden. So nimmt es nicht wunder, daß sich bei ihnen ähnliche Einrichtungen finden, die infolge ihrer versteckten Lage bisher unbekannt blieben. Bei drei Gattungen und Arten konnte ich bisher eine starke Infektion der Endkammer der Ovarien mit Bakterien feststellen, bei *Eccoptogaster scolytus* Fabr., *Hylesinus fraxini* Panz. und *Hylastes ater* Payk. Die Bakterien sind bald breite Stäbchen (*Eccoptogaster*), bald kurze keulige Fäden (*Hylesinus*), bald sind sie lang und oft spiralig gewunden (*Hylastes*). Besondere Mycetome besitzen die Imagines nicht; der larvale Sitz der Symbionten ist noch nicht bekannt. Vielleicht haben nicht alle Ipiden eine Symbiose, bei *Blastophagus piniperda* L. und *Ips typographus* L. konnte ich bisher noch keine Bakterien nachweisen. Weitere Untersuchungen sind im Gange.

Wohlentwickelte, paarige, im ersten Abdominalsegment gelegene Mycetome besitzt die Larve von *Nosodendron fasciculare* Oliv. (Nosodendridae). Jedes Organ besteht aus einer größeren Anzahl von Syncytien, von denen jedes einen großen und zahlreiche kleine Kerne führt. Bewohnt sind die Mycetome von sehr kleinen stäbchenförmigen Bakterien. Während der Umwandlung der Larve zur Imago erfahren auch die Mycetome eine Umbildung. Bei der Larve sind sie oval, bei der Imago dagegen bohnenförmig. Die randständigen kleinen Kerne der Syncytien haben sich aus den Syncytien gelöst und eigene Zellen gebildet, so daß das imaginale Mycetom aus einer Randschicht von kleinen Zellen und einem zentralen Teil aus großen Syncytien zusammengesetzt ist.

Zwei Mycetompaare mit zwei, vielleicht sogar mit drei Symbionten besitzt *Trixagus dermestoides* L. (Trixagidae). Diese Art konnte nur als Imago untersucht werden; die Larvalentwicklung ist noch unbekannt. Ein Paar von Mycetomen weist wiederum einen syncytialen Bau auf. Es birgt in seinem zentralen einheitlichen Syncytium dicht gedrängt liegende kugelige Symbionten. Die Randschicht wird dagegen beim Weibchen von zahlreichen Syncytien eingenommen, die langovale, oft gekrümmte in großen Vakuolen liegende Symbionten besitzen. Beim Männchen sind diese Randsyncytien in viel geringerem Maße vorhanden, und das

ganze Mycetom ist wesentlich kleiner. Es läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob die im zentralen Teil und die in den Randsyncytien liegenden Symbionten miteinander identisch sind oder ob es sich um zwei Symbionten handelt. Nur gute Bilder der Eiinfektion, die mangels Material noch nicht in allen Einzelheiten beobachtet werden konnte, würden hier sicheren Aufschluß geben. Zwei weitere Mycetome liegen zu beiden Seiten der Geschlechtsorgane eingebettet im Fettgewebe. Sie sind breit oval und sind aus Fettzellen entstanden. Besiedelt sind sie von langen, fadenförmigen Bakterien. *Trixaqus* ist der erste Käfer, bei dem vier Mycetome festgestellt werden.

Zwei Symbionten besitzt auch die Chrysomelide *Bromius obscurus* L. (Tribus Eumolpini), jedoch nicht in eigenen Mycetomen, sondern in den malpighischen Gefäßen und in Darmaussackungen. In den Larven ist das Lumen der malpighischen Gefäße erfüllt mit stäbchenförmigen Bakterien. Außerdem finden sich am Beginn des Mitteldarmes vier kugelige Blindsäcke. Die Zellen dieser Blindsäcke bestehen aus einem basalen plasmareichen Teil, in dem der Kern der Zelle liegt, und einem distalen von Symbionten erfüllten Teil. Die Symbionten sind rosettenförmige in großen Vakuolen liegende Gebilde. In der Imago sind die symbiontischen Verhältnisse wesentlich andere. Die malpighischen Gefäße sind frei von Bakterien. Diese finden sich nun in längeren Blindsäcken, die den unteren Teil des Mitteldarmes bedecken. Statt der vier kugeligen Blindsäcke am Beginn des Mitteldarmes ist ein Kranz von 15–20 langen Blindschläuchen ausgebildet. In den Zellen dieser Blindschläuche liegt — ähnlich wie bei der Larve — der zweite Symbiont. Nur vereinzelt hat er noch rosettenförmige Gestalt, meist ist er rundlich bis oval. Die Umwandlung der larvalen in die imaginalen Organe geschieht in der Weise, daß die vier larvalen Blindsäcke in den Darm einbezogen werden. Sie liegen während der Neubildung des imaginalen Mitteldarmes zusammengedrängt im Vorderdarm der Puppe. Nun bilden sich die imaginalen langen Blindsäcke aus; sie sind zunächst nicht infiziert. Die Infektion erfolgt erst nach der Auflösung der im Darmlumen liegenden larvalen Säcke. In ähnlicher Weise werden die gesamten Bakterien der malpighischen Gefäße in das Darmlumen der Puppe entleert und sind hier in Klumpen zu finden. Sie infizieren dann die sich neu anlegenden Blindsäcke des unteren Mitteldarmes der Imago.

Die Übertragung der Symbionten auf die Nachkommenschaft erfolgt durch Verunreinigung der Eischale. Diesem Zwecke dienen

zwei symbiontengefüllte Beschmiersäcke, die bei *Bromius* an der Vagina oberhalb des eigentlichen Legeapparates ausmünden. Solche echten »Vaginalsäcke« sind bisher noch nirgends als symbiontische Übertragungseinrichtungen gefunden worden. Die Säcke sind lange, keulig auslaufende meist von Fett umhüllte Schläuche. In ihnen lassen sich beide Symbionten nachweisen, ebenso wie auf der Eischale abgelegter Eier. *Bromius obscurus* stellt damit den ersten Fall dar, bei dem zwei Symbionten durch Beschmieren der Eischale übertragen werden.

Sehr ähnlich wie bei *Bromius* liegen die Verhältnisse bei den *Cassidini* (Chrysomelidae). Allerdings fehlt hier der zweite Symbiont, das die malpighischen Gefäße bewohnende Bakterium. Wieder finden sich am Beginn des Mitteldarmes bei der Larve vier keulige kleine Blindsäcke; diese werden hier von der Imago unverändert übernommen. Die Blindsäcke sind zu je zwei miteinander an einer Seite verwachsen (*Cassida viridis* L. und *rubiginosa* Müll.). Andere Arten besitzen nur zwei einzelne Blindsäcke (*Cassida vibex* L. und *nobilis* L.). Die Symbionten liegen wie bei *Bromius* im distalen vakuolenreichen Teil der Blindsackzellen. Als Übertragungsorgane dienen wiederum Vaginalsäcke, die an der gleichen Stelle wie bei *Bromius* inserieren. Doch sind diese hier nicht einfach keulig ausgebildet, sondern sie bestehen aus drei (*C. viridis*, *rubiginosa* und *vibex*) oder zwei (*C. nobilis*) sich vereinigenden Einzelschläuchen. Im Inneren der Vaginalsäcke liegen in Sekret eingebettet die Symbionten, die von ovaler Form hier oft zu unregelmäßig schlauchartigen Gebilden auswachsen.

Eigenartigerweise haben nicht alle *Cassida*-Arten eine solche Symbiose. Bei *Cassida nebulosa* L. und *flaveola* Thunb. fehlen sowohl die Darmblindsäcke wie die Vaginalsäcke; diese beiden Arten sind symbiontenfrei.

Besondere symbiontische Organe, die mit dem Darm in Verbindung stehen, besitzt endlich auch die Cantharide *Dasytes niger* L. An der Grenze zwischen Mittel- und Enddarm münden bei diesem Tiere 6 malpighische Gefäße ein; außerdem liegen hier 3 traubenartige aus 15–20 Zellen bestehende Gebilde, die an der gleichen Stelle in der Mitte zwischen je 2 malpighischen Gefäßen einmünden. Jedes dieser Gebilde besitzt 2 dicht nebeneinander verlaufende Ausführgänge. Das Plasma der Zellen ist von ovalen Symbionten erfüllt, die durch die Ausführungsgänge in den Darm übertreten. Auch hier müssen bei der Eiablage die Eier mit den

Symbionten vom Enddarm her verunreinigt werden. Der larvale Sitz der Symbionten ist noch nicht bekannt.

Die geschilderten neuen Coleopterensymbiosen zeigen auf neue die erstaunliche Fülle und Variabilität der symbiontischen Einrichtungen, deren lebenswichtige Bedeutung für den Symbiontenträger durch die Untersuchungen von ASCHNER, RIES und KOCH in zwei Fällen bereits erwiesen werden konnten. Wir erblicken in ihnen echte Symbiosen mit gegenseitigem Nutzverhältnis und müssen die Ansicht MARTINIS, daß es sich um hochgradig angepaßte Parasiten handele, ablehnen.

16. Herr Prof. ERICH REISINGER (Köln):

Neues zur vitalen Nervenfärbung.

(Gleichzeitig ein Beitrag zur Kenntnis des Protoplanelliden-Nervensystems.)

(Mit 2 Abbildungen.)

Seit den Untersuchungen A. FISCHELS (1908) an Cladoceren wissen wir, daß sich mit Hilfe von Alizarin (Dioxyanthrachinon)-lösungen an geeigneten Objekten elektive vitale Nervenfärbungen erzielen lassen, die gegebenenfalls sehr wertvoll für die morphologische Analyse des Nervensystems sein können. Günstige Ergebnisse an Polychaeten (NILSSON 1910), Trematoden (ZEILER 1914, WESTBLAD 1923), Turbellarien (REISINGER 1925) und Nemertinen (WESTBLAD 1923) ließen in der Folge den Schluß auf eine umfassendere Anwendungsmöglichkeit der Alizarinmethode berechtigt erscheinen.

Nachdem es mir 1925 durch eine Vorbehandlung mit Alkalien gelungen war, eine vitale Alizarin-Nervenfärbung bei einem Tier (*Bothrioplana semperi* Braun) zu erzwingen, bei dem die normalen Methoden stets versagt hatten, schien es aussichtsreich, in der dadurch angebahnten Richtung weiter zu suchen. Als Untersuchungsobjekt diente ein leicht züchtbares und deshalb in hinreichender Menge zur Verfügung stehendes rhabdocoeles Turbellar aus der Kluterthöhle¹ bei Milspe i. W.

Es handelt sich hierbei um einen neuen aquatilen Vertreter der von mir 1924 begründeten Protoplanellidengattung *Krumbachia*, der *Krumbachia subterranea* n. sp. genannt sei:

¹ Herrn Dr. WIARD GRIEFENBURG, der das Tier dort erstmalig entdeckte, danke ich hiermit herzlichst für sein Entgegenkommen.

K. subterranea ähnelt gestaltlich und anatomisch außerordentlich weitgehend der bisher einzig bekannten, in feuchtem Bodenlaub lebenden Art *K. styriaca* R. (vgl. REISINGER 1924, S. 9–11), von der sie sich jedoch in drei Merkmalen des Genitalapparates scharf unterscheidet:

1. Die Bursa copulatrix ist eine in transversaler Ebene abgeflachte, breite Tasche, kein Schlauch wie bei *K. styriaca*.

2. Der Ductus communis (weibl. Genitalkanal) entbehrt der für *K. styriaca* bezeichnenden ventralen Abknickung und setzt sich minder scharf abgesetzt in den Stiel des sehr großen Receptaculum seminis fort, welches in das Darmepithel gebettet ist.

3. Die Vitellarien sind mit zweizeilig angeordneten kurzen Seitenästen versehen, nicht glattwandig wie bei *K. styriaca*.

Mit keiner der bisher bekannten Methoden war an *K. subterranea* eine vitale Nervenfärbung zu erzielen; dieser Umstand, die Pigmentlosigkeit und ziemliche Lebenszähigkeit des Tieres, sowie der vgl. anatomisch begründete Wunsch, die Morphologie des Nervensystems eines primitiven Vertreters der Typhloplaniden kennen zu lernen, bestimmten die Wahl gerade dieses Objektes.

Da sich das Alizarin in Wasser nur in sehr geringer Menge löst, lag es nahe, mit geeigneten, die Löslichkeit des Farbstoffs steigernenden Zusätzen zu experimentieren. Auf Anregung J. GICKLHORNS (Prag) wurden demgemäß Versuche mit $\frac{1}{2}$ –1% Urotropinlösungen als Solventia für das Alizarin angestellt, die jedoch an *Krumbachia* völlig fruchtlos verliefen. Ersatz des Urotropins durch Cystopurin (1%) brachte die ersten greifbaren Ergebnisse in Form von gelegentlicher schwacher Anfärbung der Längskonnective bei Tieren, die entsprechend meinen seinerseitigen Angaben (1925) mit Li_2CO_3 vorbehandelt waren. Urotropin und Cystopurin erwiesen sich jedoch als schädlich für die Versuchstiere. — Löst man Alizarin unter Aufkochen in alkalihaltigem Wasser (gewöhnliches Leitungswasser p_H 7,4–7,6), so kommt es zur Bildung von anfänglich in kolloidaler Form gelösten Alizaraten (Ca- und Mg-Alizarat), welche die tief rubinrote Farbe der Lösung bedingen. Sehr bald flockt dann das Alizarat mit blauvioletter bis tiefblauer Farbe aus. In der Hoffnung, das Ausflocken zu verhindern und alsdann konzentrierte kolloidale Alizarate nebst freiem Alizarin zur Färbung verwenden zu können, wurden Versuche mit verschiedenen Schutzkolloiden gemacht, mit dem Ergebnis, daß es lediglich mit lysalbinsaurem Natron als Schutzkolloid möglich ist, die gewünschten Lösungen herzustellen, mit denen sich an unserm Objekt elektive vitale Nervenfärbungen von hervorragender Güte erzielen lassen.

Die Herstellung der benötigten kolloidalen Farblösung ist außerordentlich einfach: Man löst in 100 ccm Leitungswasser 1–3 g lysalbinsaures Natron (SCHUCHARDT, Görlitz), kocht auf und fügt Alizarinum siccum im Überschuß (0,5–1 g, oder einfacher eine Skalpellspitze voll) hinzu. Nach einmaligem Aufwallen wird möglichst schnell abgekühlt. Nach Filtration oder Absetzenlassen der ungelösten Farbe ist die tief dunkelrote Lösung gebrauchsfertig. Sie hält sich gut verschlossen mehrere Monate.

Bereits ohne vorherige Lithiumcarbonatbehandlung ergeben einzelne Versuchstiere, in die konzentrierte oder auf $\frac{1}{2}$ verdünnte



Abb. 1. *Krumbachia subterranea*, Vitalfärbungsbilder nach Alizarinbehandlung. *a* Teil des ventralen Nervenplexus eines geschlechtsreifen Tieres. Man beachte die typische Anlagerung des Farbstoffes an der Oberfläche der Nerven (Phasengrenze!). Vergr. ca. 125fach. — *b* Junges Tier in Dorsalansicht. Infolge der drehrunden Gestalt des Tieres sind nur Teile des Nervensystems (dorsale Längsnerven) scharf abgebildet. Vergr. ca. 55fach. Photographie.

Alizarinlösung auf 4–6 Stunden verbracht, einigermaßen befriedigende Bilder; bei der Mehrzahl der Würmer jedoch ist eine rasche und möglichst vollständige Nervenfärbung nur nach Carbonatvorbehandlung zu erzielen. (1 Teil konz. wässer. Li_2CO_3 -Lösung auf 200–600 ccm Kulturwasser; Einwirkung bis einige Tage Anzeichen von Schädigung aufweisen je nach Temperatur und Konzentration 15 Minuten bis mehrere Stunden. Abspülen, auf 2–8 Stunden bei diffusem Tageslicht in die Alizarinlösung übertragen. Kontrolle!) Nach gelungener Färbung hebt sich das periphere Nervensystem mehr oder weniger vollständig und in vorbildlicher Schärfe tief blau-violett vom hellen Untergrund ab (Abb. 1).

Die so erhaltenen Ergebnisse² sind zweifach bedeutsam: 1. Methodologisch und in Hinblick auf die Theorie der vitalen Alizarin-nervenfärbung; 2. in morphologischer Hinsicht.

1. Lebenduntersuchung und Schnittkontrolle lehren, daß es sich bei der vitalen Nervenfärbung mit den Alizarin-Alizarat-kolloiden um Ausflockung an der Oberfläche der Nerven, also an einer Phasengrenze handelt. Dieser Prozeß hat notwendigerweise eine ausgiebige Wanderung der Kolloidteilchen gegen die Nervenoberfläche hin zur Voraussetzung, wobei in erster Linie an Katakaphorese zu denken ist, eine Ansicht, die vor allem dadurch gestützt erscheint, daß der Färbungsausfall vom Erregungszustand (und damit vielleicht den Potentialverhältnissen an den Nerven) der betreffenden Tiere weitgehend abhängig ist. Bei Tieren, die sich in Bewegung (z. B. durch Lichtreiz) und damit in Erregung befinden, findet eine rasche und vollständige Nervenfärbung statt, bei ruhenden Tieren unterbleibt sie oder tritt nur unvollkommen auf. Recht schwierig zu beurteilen ist die extreme Begünstigung des Zustandekommens der Nervenfärbung durch die Vorbehandlung der Tiere mit Lithiumcarbonat. Anfänglich war ich geneigt, hierbei an einen kausalen Zusammenhang mit der regelmäßig als Folge der »Alkalisierung« zu beobachtenden Abscheidung von ziemlich widerstandsfähigen Schleimhüllen zu denken, etwa im Sinne einer Änderung von p_H und Ladungssinn des Mesenchyms bei der Extrusion des Schleims. Ein einfacher Versuch zeigt, daß dem jedoch nicht so sein kann. Behandelt man nämlich die Würmer mit stark verdünnten Malachitgrünlösungen, dann kann man sie leicht zur Abscheidung ihres gesamten Schleimvorrates in Gestalt von stark die Farbe adsorbierenden Hüllen veranlassen. Bringt man solche Würmer direkt in die Alizarinlösung, dann erfolgt trotz Fehlens des Schleimes in den Geweben der Tiere keine Nervenfärbung. Behandlung derselben schleimfreien Individuen mit Lithiumcarbonatlösung ruft die normale Farbstoffempfindlichkeit hervor. Die Wirkung der Carbonatbehandlung muß also anderweitig bedingt sein. Es ist eine in der Kolloidchemie bekannte Tatsache, daß sich die Teilchen eines geschützten Kolloids stets so verhalten, als ob sie ihrer ganzen Masse nach aus dem Schutzkolloid, im vorliegenden Fall also aus lysalbinsaurem Natron bestünden. Ohne Zusatz von Elektrolyten wird die Lösung mit lysalbinsaurem Na als Schutzkolloid entsprechend den physico-

² Zum Beleg wurden mehrere Präparate in Mikroprojektion vorgewiesen.

chemischen Eigenschaften dieser Substanz keine oder eine nur unbedeutende Kataphorese aufweisen. Erst mit dem Eintreten der Teilchen in die durch die Carbonatbehandlung »alkalisierten«, d. h. mit einem Elektrolyten durchsetzten Gewebe der Tiere wird sich eine lebhaft Kataphorese und damit die Vorbedingung zur Anreicherung und Ausflockung der geschützten Farbteilchen an den Phasengrenzflächen ergeben. Ein endgültiger Entscheid in diesem oder einem anderen Sinne muß natürlich dem Chemiker vorbehalten bleiben.

2. Einen Überblick über die mit Hilfe der Alizarinmethode aufgedeckte Topographie des gesamten peripheren Nervensystems der *Krumbachia subterranea* gibt Abb. 2. Demnach haben wir es auch hier mit einem ausgesprochen netzförmigen Nervenplexus (»Orthogon«) zu tun, in dem einzelne Nervenlängsbahnen zu diskreten Längsnervenstämmen (Längskonnektiven) differenziert und verstärkt sind. Wesentlich und bisher noch für kein einziges lecithophores rhabdocoeles Turbellar festgestellt, ist die 8-Zahl der Längsstämme, in der sich eine auffallende Übereinstimmung mit den für die Alloecocoele und viele Acoelen typischen Ver-

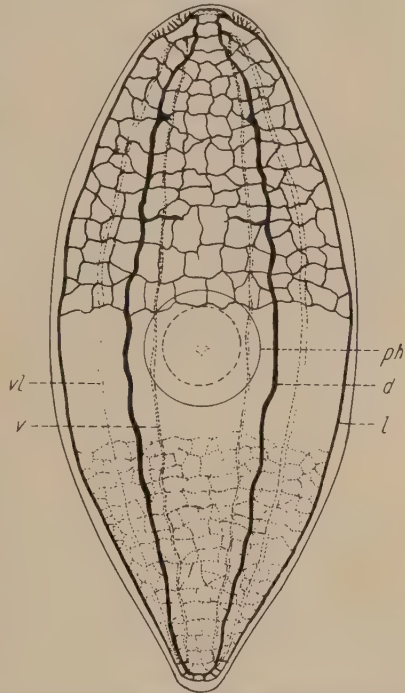


Abb. 2. *Krumbachia subterranea*, Übersichtsbild des peripheren Nervensystems nach Vitalfärbungsbildern. *d* dorsaler Längsnerv; *l* lateraler Längsnerv; *ph* Pharynx; *v* ventraler Längsnerv; *vl* ventrolateraler Längsnerv. Im Vorderkörper ist ein Teil des dorsalen Nervenplexus (ausgezogene Linien), im Hinterkörper ein Teil des ventralen Nervenplexus (punktiert) dargestellt. Länge des erwachsenen Tieres 2—2,5 mm.

hältnissen offenbart. Unter Berücksichtigung der verhältnismäßig primitiven und zentralen Stellung der *Protoplanellini* unter den *Lecithophora* gewinnt diese Feststellung noch an Bedeutung und sie kann wohl als Stütze für die von HANSTRÖM (1928) vertretenen Gedankengänge einer Homologisierbarkeit der 8 Längskonnektive bei Turbellarien mit denjenigen der Trochophoralarve und gegebenenfalls auch mit dem Stranggewebe der Ctenophoren ausgewertet werden. Damit soll natürlich keinesfalls die längst unhaltbar gewordene

LANGSche Ctenophorentheorie neu belebt oder gar behauptet werden, daß das Prototyp des Turbellariennervensystems 8 Längsnerven besäße! Nach wie vor muß trotz alledem, und das zeigt ja der verbindende Plexus von *Krumbachia subterranea* wiederum besonders schön, von einem einfachen und gleichförmigen Nervenetz ausgegangen werden, das noch keine besonders differenzierten Längskonnektive besitzt.

Literatur.

- FISCHEL, A. (1908), Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere Cladoceren. Intern. Rev. Hydrob. Hydrograph.
 HANSTRÖM, B. (1928), Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion. Berlin.
 NILSSON, D. (1910), Die Fischsche Alizarinfärbung und ihre Anwendbarkeit für die Polychäten, speziell *Pectinaria koreni* Mrgn. Zool. Anz. 54.
 REISINGER, E. (1924), Die terricolen Rhabdocoelen Steiermarks. Zool. Anz. 59.
 — (1925), Untersuchungen am Nervensystem der *Bothrioplana semperi* Braun. Z. Morphol. Ökol. 5.
 WESTBLAD, E. (1923), Zur Physiologie der Turbellarien I u. II. Lunds Univ. Aarskrift 18.
 — (1924), Zur Kenntnis der vitalen Alizarinfärbung. Zool. Anz. 61.

17. Herr Dr. ERICH RIES (Köln):

Die vital färbbaren Zellgranula als Cytoplasmaorganelle.

Es sind vor allem vier Fehlerquellen, die unserem Verständnis für die Funktionen der Zellorganelle im Zellgetriebe entgegenstehen: Die erste ist die rein statisch morphologische Betrachtungsweise, die eine möglichst große Zahl von verschiedenen Zelltypen nach demselben »Rezept« untersucht und ohne Rücksicht auf die Zelldynamik vergleichend nebeneinander stellt. Die zweite Fehlerquelle ist die ausschließliche Untersuchung fixierter Zellen, in denen das natürliche Bild vielfach entstellt ist. Erschwert wird die Erforschung des Zellgetriebes dann dadurch, daß sich viele Stoffwechselprozesse in zu diffuser Form oder in submikroskopischen Grenzen an den Organellen abspielen, so daß sie der mikroskopischen Analyse entgehen. Die vierte Schwierigkeit besteht darin, daß wir nur recht wenig exakte mikrochemische Untersuchungsmethoden besitzen, die die Zelle und ihre Feinstrukturen genügend intakt lassen, um unsere morphologischen Erkenntnisse dabei auswerten zu können.

Wir haben jedoch in verschiedenen ungiftigen Farbstoffen hervorragende Indikatoren für Änderungen im Stoffbestand, Ladungssinn, für Oxydations- und Reduktionsvorgänge, für das Vorkommen bestimmter Stoffe, wie z. B. Fette und Lipotide. Weitere Analyse-

möglichkeiten sind uns im fixierten Material besonders durch das Verhalten gegen überwiegende Eiweiß- bzw. Lipoidfixierer und durch die relative Affinität zu bestimmten Farbstoffen gegeben.

Vor allem kommt es darauf an, die einzelne Struktur in sinnvollen Zusammenhang mit der Zellfunktion und dem Ablauf ihrer Arbeitsstadien zu bringen. Denn das wesentliche Ziel der Cyto-logie ist ja nicht das rein statische Wissen um Oxydations- und Reduktionsorte im Plasma, um die Topographie und Morphologie der Zellstrukturen und um ihr Vorkommen in verschiedenen Zelltypen, sondern das Ziel muß sein, diese Erfahrungen einzuordnen in den Ablauf der Prozesse, um so in das Zusammenspiel der Zellstrukturen einzudringen. Es genügt daher auch noch nicht, festzustellen, daß irgendein Reserve- oder Sekretprodukt auf ein bestimmtes Zellorganell zurückgeht. Diese Methode hat dazu geführt, daß man sich vielfach vor 10–20 Jahren damit zufrieden gab, daß für so ziemlich alle »formativen« Leistungen der Zelle die Mitochondrien verantwortlich sind. Zur »Chromidienzeit« waren es die Chromidien und heute steht der Golgiapparat im Brennpunkt des Interesses.

Es ist das Verdienst von G. C. HIRSCH, eine klare und zielbewußte Methodik für die Erforschung der Zelldynamik praktisch und theoretisch gegeben zu haben. So untersuchte er im Leben, zum Teil mit Hilfe der Vitalfärbung, den Arbeitsrhythmus der exokrinen Pankreaszelle der weißen Maus und kam dabei zu ganz neuartigen Erkenntnissen über das Zusammenspiel der Zellorganelle. — Anschließend an diese Arbeiten habe ich den Arbeitsrhythmus der Pankreaszelle bei der weißen Maus durch Lebendbeobachtung, Vitalfärbung und Stufenuntersuchung fixierter Präparate untersucht.

Die Pankreaszelle ist streng polar differenziert. Nach dem Sekretlumen zu, also am Zellapex, findet sich eine Anhäufung gleichmäßig rundlicher Proenzymgranula, darunter liegt auf bestimmten Arbeitsstadien der Zelle das Golginetz. Dann kommen zwischen Golginetz und Kern in jeder Zelle etwa 2–6 besondere Granula. Basal findet sich ein nach Eiweißfixierung in überwiegend gleich gerichteten Lamellen und Fibrillen ausfallendes und dann stark färbbares Grundplasma, das im Leben und nach sehr schonender Fixierung mit guten Fett- und Lipoidfixierern ohne Zusatz von Eiweißfällern homogen erscheint. Unregelmäßig verteilt finden sich die Mitochondrien.

Nach dem Sekretionsreiz erscheinen in dem Proenzymgranulahaufen am Zellapex unter Auflösung der einzelnen Granula Vakuolen, die dann ins Sekretlumen übertreten. Während dieser Extrusion beginnt schon, ausgehend von den eben erwähnten »besonderen« Granula zwischen dem Proenzymgranulahaufen und dem Kern, die Restitution neuen Sekretmaterials.

Diese »besonderen« Granula zeichnen sich durch ihre elektive vitale Färbbarkeit mit basischen Farbstoffen, u. a. Toluidinblau, Methylenblau, Neutralrot, Nilblausulfat und auch Sudan III, aus. Die beiden letzten, Nilblausulfat und vor allem Sudan III gelten als spezifische Fettfärber. Unser bester Fettindikator, Osmiumtetroxyd, bräunt dementsprechend die Granula in frischen Zupfpräparaten im Laufe einiger Minuten. Diese Braunschwarzfärbung verschwindet in Terpentin. Soweit die Sicherheit unserer histologischen Fettnachweise es zuläßt, können wir für die Granula also als Charakteristikum angeben, daß sie Fettsubstanzen, u. a. wahrscheinlich Fettsäuren (nach dem Farbton der Nilblausulfatfärbung) enthalten. Nennen wir sie daher, zunächst nur zur besseren Verständigung, Lipochochondrien (Fettkörner).

Nach dem Sekretionsreiz vergrößern sich diese Lipochochondrien im Laufe einiger Minuten und beginnen nun, unregelmäßige, bruchsackartige Vorwölbungen auszustrecken, was vor allem bei Lebendbeobachtung gut zu erkennen ist. Zum Teil wachsen diese Vorwölbungen zu kleineren Tochtergranula heran und lösen sich ab.

Die Abschnürung von Tochtergranula findet allem Anschein nach bei der Pankreaszelle in zwei großen Perioden während der Granularestitution statt. Die erste Periode setzt mit dem Beginn der Sekretion ein und ist gewöhnlich 1 bis $2\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Sekretionsreiz zu Ende; die zweite erfolgt etwa um die 7. Stunde nach dem Sekretionsreiz. Die mehrfache Verfolgung eines lebenden Lipochochondrium durch eine solche Abschnürungsperiode ergab immer wieder, daß das Muttergranulum erhalten bleibt und nach der Periode in etwa derselben Form und an demselben Ort in der Zelle liegt, als wäre nichts geschehen.

Die Tochtergranula aber unterliegen in der Folge typischen Veränderungen in ihrem Chemismus: sie machen einen mehrere Stunden währenden Reifungsprozeß zu Proenzymgranula durch, wobei die Golgisubstanz eine bedeutsame Rolle spielt.

In der stark mit Proenzymgranula beladenen Stapelzelle eines Hungertieres fehlt ein Golgiapparat bzw. ist Golgisubstanz nur

in Spuren vorhanden. Während der Extrusion der Proenzymgranula schwindet bei maximaler Sekretion der ganze Zellapex und die Zelle wird merklich kleiner. Ganz allmählich kehrt die Zelle dann während der Restitution neuen Sekretmaterials zu ihrer Ausgangsgröße zurück. In dieser Restitutionsperiode wird nun auch die Golgisubstanz restituiert.

Die Restitution der Golgisubstanz geht aus von den Lipochondrien bzw. von ihren Tochtergranula und vollzieht sich zu Beginn des Reifungsprozesses dieser Granula zu Proenzymgranula. Es läßt sich dabei im Leben wie im fixierten Präparat nur feststellen, daß winzige Vakuolen in den Lipochondrien und ihren Abkömmlingen auftreten und aller Wahrscheinlichkeit nach an das Plasma abgegeben werden, um sich dort mit dem Plasma zu einer besonderen osmiophilen Substanz zu mischen, die dem Granulum zunächst in Form von Kappen, Halbmonden und schließlich umfassenden Hüllen aufsitzt. Das Granulum selbst verliert dabei allmählich seinen Fettgehalt und seine Vitalfärbbarkeit vollständig, um beide Eigenschaften in modifizierter Form der Golgisubstanz abzugeben.

Diese Restitution von Golgisubstanz verläuft in sehr kurzer Zeit. Etwa eine halbe bis eine Stunde nach dem Sekretionsreiz ist vielfach schon wieder eine Menge von Golgisubstanz in dicht geballtem Zustande an den Lipochondrien mit ihren Tochtergranula vorhanden. In der Folge rücken die Tochtergranula mit dem allmählichen Wiederanwachsen der Zelle nach der Extrusion mehr und mehr an den Zellapex auf und weichen dabei etwas auseinander. Die Golgisubstanz, in der die Granula jetzt völlig eingebettet liegen, zieht sich dabei fädig aus, so daß die Struktur eines Netzes entsteht, in dessen Maschen reifende Granula liegen. Dieses Stadium ist von fast allen Untersuchern des Golgiapparates bei den Wirbeltieren allein beachtet worden und hat zu der Auffassung der Golgisubstanz als eines Apparates mit netzförmiger Anordnung geführt. Diese Anordnung von Golgisubstanz ist tatsächlich die auffälligste und dauert auch am längsten an.

Einige Stunden später rücken die neu gebildeten Granula als fertige, extrusionsreife Granula am Zellapex dicht zusammen. Die Golgisubstanz wird dabei an Menge reduziert und bleibt zum Teil in unregelmäßigen Strängen unter dem Proenzymgranulahaufen zurück. Jetzt erfolgt die zweite Vermehrungsperiode der Lipochondrien und es wiederholen sich dieselben Vorgänge beim Heran-

reifen der neu gebildeten Granula. Danach aber verharret die Zelle längere Zeit mit ihrer reichen Ladung an Proenzymgranula in Ruhe bis zu einem neuen Sekretionsreiz, oder bis ein autonomer Rhythmus im Acinus auch während des Hungerns seine sämtlichen Zellen zur Extrusion bringt (sogenannte Hungersekretion) (siehe über die Zellarbeit und Organregulation vor allem G. C. HIRSCH, Z. f. Zellforsch. 15, 1932). In der länger ruhenden Stapelzelle aber schwindet die Golgisubstanz.

Während der Granularestitutionsvorgänge bleiben die übrigen Zellstrukturen nicht unbeteiligt. Die Mitochondrien zeigen in Zusammenhang mit dem Arbeitsrhythmus der Zelle deutliche Änderungen im Stoffbestand und in der Gestalt. Auf dem Stapelstadium der Zellen des Hungerpankreas sind sie lang und dünnfädig, wenig lichtbrechend und daher mehr oder minder unsichtbar; sie sind nicht osmiophil; vitalfärbbar sind sie nur mit Janusgrün B. Etwa zwischen 1–4 Stunden nach dem Sekretionsreiz werden sie gut bei Lebendbeobachtung sichtbar. Sie verkürzen sich nun zur Stäbchenform oder werden zu Körnerketten, Keulen oder Hantelfiguren. Jetzt treten in ihnen regelmäßig osmiophile, vital auch mit anderen basischen Farbstoffen als Janusgrün färbbare Anschwellungen auf. Etwa zwischen der 4. bis 5. Stunde nach Beginn der Extrusion klingen diese Vorgänge wieder ab, und es vollzieht sich allmählich die Rückkehr zum langfädigen, nicht osmiophilen Zustand der Stapelzelle. Den Anteil der Mitochondrien an der Granularestitution hat G. C. HIRSCH eingehend an der lebenden Zelle beobachtet und experimentell belegen können. Es sei hier daher auf diese Arbeiten verwiesen (vor allem G. C. HIRSCH, Z. f. Zellforsch. 15, 1932).

Von großer Bedeutung für die Restitutionsprozesse muß naturgemäß das Grundplasma sein. Dient es doch zumindest als Substrat für alle Vorgänge in der Zelle! Vor allem in Drüsenzellen hat man denn auch schon seit langem eine besondere Plasmaart gefunden, die sich im Schnittpräparat durch streifige Struktur und starke Färbbarkeit mit Kernfarbstoffen auszeichnete, und gewöhnlich als Ergastoplasma bezeichnet wurde.

Dieses Ergastoplasma hat weder mit Chromidien, noch mit Mitochondrien etwas zu tun, sondern es ist ein besonders dichtes eiweißreiches Plasma, das bei unvollständiger Fixierung Neigung zeigt, in Lamellen und Strängen von größerer Dichte zu koagulieren und sich so zu zerklüften. Wahrscheinlich beruht die größere Färb-

barkeit dieser Lamellen mit Kernfarbstoffen nur einfach auf ihrer größeren Strukturdichte.

In bezug auf das Ergastoplasma ergab sich bei der Untersuchung der Pankreaszelle eine überraschende Tatsache: während sonst in Drüsenzellen bei Beginn der Sekretbildung besonders viel Ergastoplasma vorhanden ist, das dann entsprechend dem Aufbau von Sekretmaterial schwindet, ist es hier gerade umgekehrt. Bei Beginn des Restitutionsprozesses, zur Zeit der ersten Lipochondrienabschnürungsperiode schwindet das Ergastoplasma nahezu vollständig, um dann gleichzeitig mit der Proenzymgranulabildung wieder zuzunehmen. Am stärksten findet sich Ergastoplasma in der Stapelzelle.

Dieser Widerspruch zu den Angaben anderer Untersucher klärt sich bei einer eingehenderen Überlegung auf: Es ist verständlich, daß in Drüsenzellen mit nur einer Sekretbereitungsperiode, wie auch in Eizellen, vor der Ausarbeitung des Sekrets ein besonderes Speicherplasma wertvoll ist. Auf Kosten dieses Speicherplasmas kann dann die Sekretbereitung geschehen. Eine Neubildung von Ergastoplasma ist darauf jedoch sinnlos. Anders ist es bei der Pankreaszelle mit ihren wiederholten Sekretbereitungsperioden. Hier ist gerade zu der ersten Lipochondrienvermehrungsperiode unmittelbar nach der Sekretion eine große Materialmenge nötig. Wir sehen dementsprechend in dieser kurzen Zeitspanne den stärksten und auffälligsten Ergastoplasmaschwund. Dann erfolgt gleichzeitig mit dem Heranreifen neuer Granula eine Ergastoplasmazunahme für die zweite Lipochondrienzerschnürungsperiode. Diese verbraucht nun jedoch nicht mehr den ganzen Ergastoplasma-vorrat. Trotzdem aber reichert die Stapelzelle während ihrer Ruheperiode noch mehr Ergastoplasma als für die folgende Sekretbildung disponiblen Stoffvorrat an. In der Stapelzelle ist die Grundplasmafärbbarkeit mit Kernfarbstoffen schließlich viel größer als die Färbbarkeit des Kerns. Es ergibt sich da bei der Pankreaszelle ein auffälliger Antagonismus zwischen dem Reichtum an durch Eiweißfixierer erhalten bleibenden basophilen Stoffen und dem Vorhandensein von osmiophilen und durch typische Lipoid- und Fettfixierer fixierbaren Substanzen. Dieser Wechsel im Stoffbestand prägt sich auch besonders deutlich in der Vitalfärbbarkeit auf verschiedenen Arbeitsstadien aus.

Keinerlei Veränderungen im Zusammenhang mit dem Arbeitsrhythmus zeigten die Strukturen des Zellkerns. Zwar wurde häufiger ein Austritt von Substanzen aus dem Kern bzw. eine mikro-

skopisch erkennbare Plasmabeeinflussung seitens des Kerns für die Pankreaszelle beschrieben, doch ergaben sich mir dafür bei der Maus keine Anhaltspunkte.

Nach diesen Befunden an der Pankreaszelle ist der Golgiapparat weder ein Apparat im eigentlichen Sinne noch ein Zellorganell. Unter Apparat verstehen wir ein mehr oder minder starres Gebilde, an dem sich etwas abspielen kann, das aber nicht selbst mit eingeht in das Erzeugnis. Als Zellorganelle aber sprechen wir nur aus sich heraus teilungsfähige und relativ selbständige Strukturen an, die nicht de novo im Plasma entstehen können oder von anderen Strukturen restituiert werden. Diese Kriterien treffen keineswegs für die Golgisubstanz zu. Der sogenannte Golgiapparat der Mäusepankreaszelle ist eine vom Arbeitsrhythmus der Zelle abhängige Plasmastruktur, die durch ihre relative Osmiophilie (wahrscheinlich auf Grund des Gehalts an Lipoiden) gekennzeichnet wird und in genetischer Beziehung zu den Lipochondrien steht. Trotzdem aber besitzt die Golgisubstanz zweifellos eine durch die Vitalfärbung und durch den Reifungsprozeß der Sekretgranula angezeigte funktionelle Bedeutung im Zellhaushalt. Rein physikalisch-chemisch verstehen wir ja auch, daß eine Plasmazone mit anderer stofflicher und struktureller Zusammensetzung andere Lösungs-, Haftdruck- und Adsorptionsbedingungen bieten muß, Faktoren, die wahrscheinlich für den intraplasmatischen Stoffwechsel von großer Bedeutung sind.

Die Lipochondrien hingegen sind wirklich Zellorganelle mit eigenem Wachstums- und Teilungsvermögen. Es sind individuelle Körperchen mit scharfer Phasengrenze gegen das Grundplasma, die zumindest im normalen Arbeitsrhythmus nicht de novo entstehen und sich nicht von anderen Strukturen ableiten.

Die elektive Färbbarkeit der Lipochondrien mit basischen Vitalfarbstoffen beruht auf einer Extraktion des Farbstoffs aus dem Grundplasma und einer Anreicherung in den Lipochondrien bzw. bei sehr starkem Farbstoffangebot in den in der Golgisubstanz neu entstehenden Granula, die dem Krinom von CHLOPIN entsprechen. Die Speicherung ist wahrscheinlich — entsprechend NIRENSTEINS Vorstellungen — bedingt durch den Gehalt der Granula an sauren Lipoiden. Sie kann nach dem Vorhergehenden nicht generell aufgefaßt werden als eine einfache Anfärbung toter, praeformierter Inhaltskörper oder paraplasmatischer Produkte im Plasma, wie es heute vielfach für die Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen angenommen wird. — Die Oxydo-Reduktionsprozesse

verlaufen, soweit wenigstens unsere am meisten gebräuchlichen Indikatoren: Leukomethylenblau, Kaliumpermanganat und Janusgrün Aufschluß geben, diffus im Grundplasma und sind weder an den Kern, noch an die Mitochondrien oder an die Lipochondrien und die Golgisubstanz gebunden.

Nach diesen Erfahrungen an der Pankreaszelle erschien es reizvoll, bei anderen Objekten nach Lipochondrien zu fahnden. Bei der Bryozoe *Zoobotryon pellucidum* Ehrbg. zeigten die vital färbbaren Granula in allen mesenchymatösen und unregelmäßig sternförmigen, flachen Epithelzellen keine bestimmte Orientierung, wohl hingegen in allen polarisierten Zellen, wie z. B. vor allem in den Zellen des Darmtractus. Die Granula sind infolge ihrer starken Lichtbrechung im Leben erkennbar und reduzieren Osmiumtetroxyd sehr bereitwillig. Da sie sich auch mit Nilblausulfat blau färben, können wir ihnen wahrscheinlich Fettgehalt, nach dem Farbton der Nilblausulfatfärbung wahrscheinlich Fettsäuregehalt, zuschreiben und sie wohl mit den Lipochondrien der Pankreaszelle vergleichen. Lipochondrien wie Mitochondrien fehlten nur in den besonders spezialisierten Lymphocyten.

Es zeigte sich nun, daß Tiere und Stöcke in schlechtem Ernährungszustand sich nicht so bereitwillig vital färben lassen, und daß die Lipochondrien langsamer Osmiumtetroxyd reduzieren. Die Lipochondrien werden also wahrscheinlich fettärmer. Es lag nahe, diese Erscheinung für Experimente auszunutzen.

Durch Fütterung der Individuen mit Milch und Eidotter ließ sich nun tatsächlich eine Erhöhung der Vitalfärbbarkeit und der Osmiophilie erzielen. Es ergab sich dabei, daß zweifellos ein Faktor der Vitalfärbbarkeit und Osmierbarkeit der Fettgehalt ist, und daß die Lipochondrien eine wesentliche Rolle bei der Fettspeicherung spielen.

Nach der Resorption des Fettes läßt sich nun sehr schön an den mit Osmiumtetroxyd in verschiedenen Stufen nach der Fütterung fixierten Präparaten feststellen, wie die aufgenommenen Fettsubstanzen allmählich von den resorbierenden Zellen aus weitergegeben werden und sich im ganzen Organismus verteilen. Dabei kann man nur in dem phagocytierenden Darmepithel im eigentlichen Sinne paraplasmatische Fettkügelchen feststellen, in anderen Zellen wird das Fett durch die Lipochondrien gebunden, was durch ihre erhöhte basische Vitalfärbbarkeit bzw. durch ihre stärkere Osmiophilie oder bei stärkerem Angebot durch ihre Vergrößerung

und Zerteilung angezeigt erscheint. Es ließ sich so willkürlich die basische Vitalfärbbarkeit für ganze Organkomplexe völlig bestimmen.

Bei *Zoobotryon* war bei Färbung mit Leukomethylenblau sehr instruktiv zu beobachten, daß die Leukoverbindung diffus im Plasma zum Farbstoff oxydiert wird und dann erst ganz allmählich von den Lipochondrien aus dem Plasma ausgezogen wird.

Zoobotryon bindet nun auch die sauren Farbstoffe, Trypanblau, Pyrrholblau und Lithiumkarmin, an die Lipochondrien. Dabei nimmt wahrscheinlich deren Eiweißkomponente zu, denn nach der Anfärbung mit sauren Farben bleiben die Lipochondrien auch bei Fixierung mit Eiweißfixierern erhalten. Bei den Wirbeltieren, die außer den Lipochondrien eine besondere Golgisubstanz besitzen, geschieht die Granulaneubildung und Farbspeicherung bei Vitalfärbung mit sauren Farbstoffen in der Golgisubstanz, wie wir durch NASSONOV u. a. wissen. In den Bryozoenzellen konnte ich keine besondere Golgisubstanz nachweisen, so daß es verständlich erscheint, warum hier die Lipochondrien, also praeformierte Strukturen, die Speicherungsfunktion auch bei saurer Vitalfärbung übernehmen.

Ganz ähnlich wie die Bryozoe verhielt sich eine Meduse, *Gastroblasta raffaelei* Lang, bei der Vitalfärbung. Mit basischen Farbstoffen färben sich die Lipochondrien, die in den Ektodermzellen eine bestimmte Orientierung vermissen lassen, in den Entodermzellen dagegen regelmäßig in einer bestimmten Zellzone am Zellapex liegen. Bei exzessivem Farbstoffangebot vergrößern sich die Lipochondrien stark und schnüren auch wohl Tochtergranula ab. Neubildung von Granula im Plasma war durch die Vitalfärbung nicht zu erzwingen. Das spricht ebenso wie die Tatsache, daß die Lipochondrien nach längerer Einwirkungsdauer auch saure Farbstoffe speichern, für das Fehlen einer besonderen Golgisubstanz. In verschiedenen Stufen osmierte Präparate ergeben außer den zuerst imprägnierten Lipochondrien eine relativ starke Osmiophilie der Mitochondrien und des Grundplasmas, während Golgisubstanz nicht nachgewiesen werden konnte.

Bei der Meduse ist vor allem die Pigmentbildung innerhalb vergrößerter Lipochondrien bemerkenswert. Die Pigmentbildung ist verbunden mit dem allmählichen Verlust des Fettgehalts und der Vitalfärbbarkeit, während wenigstens vorübergehend Eiweißstoffe angereichert werden. Die Leukomethylenblaumethode ergibt

eine ausgesprochene elektive Oxydation zu Methylenblau in den entstehenden Pigmentgranula. Die Pigmentbildung ist also innerhalb der Lipochondrienabkömmlinge mit Oxydationsprozessen verbunden. Ähnliches hatte KEDROWSKY bei der Vitalfärbung junger Karauschen gefunden. Jedoch scheint die Pigmentbildung bei der Meduse der näheren Analyse noch mehr zugänglich zu sein, da die Pigmentgranula recht groß sind, und wir regelmäßig alle Stadien der Pigmentbildung nebeneinander finden.

Als letztes Objekt untersuchte ich gemeinsam mit P. B. VAN WEEL die Kleiderlaus in bezug auf den Verlauf der Oogenese. Wir fanden hier in allen Zellen der Ovariolen Lipochondrien, die eine ganz bestimmte Entwicklung durchmachen. In den Follikelzellen liegen sie zunächst unorientiert, mit Beginn der sekretorischen Funktion wandern sie dann an den Zellapex und nehmen darauf in bestimmter Weise Anteil an der Sekretbereitung. In der Eizelle werden die Lipochondrien stark vermehrt. Wir könnten die Zerteilung und Abschnürung von Lipochondrien hier im Leben beobachten. Nach der Vermehrung verlieren sie allmählich ihre Vitalfärbbarkeit, während sie stärker heranwachsen und Fettsubstanzen, vor allem wahrscheinlich Neutralfette, anreichern. So entsteht das erste Reserveprodukt der Eizelle, der Fettdotter.

Das Hauptergebnis dieser Untersuchungen an der Maus, der Bryozoe, der Meduse und der Laus scheint mir die Erkenntnis zu sein, daß außer den Mitochondrien in den Lipochondrien noch ein weiteres ständiges cytoplasmatisches Organell vorhanden ist, das sich in seinem typischen Zustand am sichersten durch die elektive Vitalfärbung mit basischen Farbstoffen nachweisen läßt. Der Golgiapparat hingegen erwies sich als eine vorübergehende Plasmadifferenzierung der Wirbeltierzelle. — Es ist hier nicht der Raum für eine eingehendere Literaturberücksichtigung. Ausführlichere Arbeiten über die Histophysiologie des Mäusepankreas, die Vitalfärbungsversuche bei der Bryozoe und der Meduse und über die Oogenese bei der Kleiderlaus werden sich dafür mehr mit der Literatur auseinandersetzen. Ich möchte hier nur erwähnen, daß PARAT wohl mit seiner Vakuomtheorie in manchem meinen Befunden am meisten entspricht, doch kann ich ihm nicht zustimmen in seiner Identifizierung von Golgisubstanz und Vakuom und in sehr vielen anderen Anschauungen, die zum Teil meinen Befunden unmittelbar entgegenstehen.

Diskussion: G. C. HIRSCH.

18. Herr Dr. NICOLAUS PETERS (Hamburg)¹:

**Ueber die Wanderungen der chinesischen Wollhandkrabbe in
Deutschland.**

Seit ihrer Einschleppung vor etwa 20 Jahren hat die chinesische Wollhandkrabbe (*Eriocheir sinensis* M. Edw.) ihren Siegeszug durch ganz Norddeutschland und Holland angetreten. Vom Einschleppungsgebiet der Unterelbe und Unterweser reicht ihr Wohngebiet gegen Ende 1932 ungefähr 400 km nach Westen (Belgien) und 900 km nach Osten (Masurische Seen, Kurisches Haff). Sie bevölkert in diesem Bereich die Küsten der Nord- und Ostsee, viele Binnengewässer und die großen Stromläufe von der Küste an weit aufwärts, den Rhein auf mindestens 500 km, die Weser auf 300 km, die Elbe auf 700 km (bis Böhmen) und die Oder auf ungefähr 400 km.

Die beispielloso schnelle Ausbreitung der Wollhandkrabbe in Europa ist nur durch den auffallend starken Wandertrieb der Art möglich gewesen. Von den Laichplätzen in den Flußmündungen und an der Küste streben nämlich die Scharen der jungen Wollhandkrabben (von etwa 10 bis 45 mm Panzerlänge) dem Süßwasser entgegen, unaufhörlich flußaufwärts, immer der Strömung entgegen. Auf diesem Wege vermögen sie spielend Hunderte von Kilometern zu überwinden, was auch von ihnen aus ihrer Heimat im fernen Osten bekannt ist, wo DOFLEIN die Art nicht weniger als 1300 km von der Küste entfernt im Yang-Tse-Kiang festgestellt hat. Erst zu geschlechtsreifer Größe herangewachsen wandern die Wollhandkrabben (von etwa 45 bis 75 mm Panzerlänge) wieder zu Tal, um ihre Laichplätze im brackigen und salzigen Wasser aufzusuchen.

Außer den geschilderten weiten Wanderungen, die viel Ähnlichkeit mit denen der katadromen Fischarten Aal und Butt oder Flunder haben, kommen bei der Wollhandkrabbe regelmäßige Ortsveränderungen noch dadurch zustande, daß ein großer Teil ihrer Bevölkerung mit Eintritt der kalten Jahreszeit tieferes und wärmeres Wasser aufzusuchen pflegt.

1. Die Wanderung flußaufwärts. Es ist eine bekannte Tatsache, daß sich in den Frühjahrsmonaten ein starker Aufstieg von jugendlichen Wollhandkrabbenscharen bemerkbar macht. Diese

¹ Die folgende Darstellung ist ein Teilergebnis umfangreicher Untersuchungen, die ich zusammen mit Herrn Kollegen Dr. A. PANNING in der Absicht ausführte, der chinesischen Wollhandkrabbe eine monographische Bearbeitung zu widmen.

von den Fischern sowie von den anderen Beobachtern (CONTAG, WIGGERT, WANCKEL, WOLTERSTORFF, SCHIEMENZ) gemachten Erfahrungen konnten durch Fangproben aus der Elbe bei Hamburg, Hitzacker, Rathenow (Havel), Magdeburg und Schönebeck aus den Monaten März und April bestätigt werden. Von Wichtigkeit ist hierbei die Feststellung, daß auf der etwa 400 km langen Strecke von Hamburg bis Schönebeck die Bergwanderung der Krabben ungefähr zu der gleichen Zeit beobachtet worden ist.

Man glaubte nun bisher, daß die Aufwärtswanderung der Wollhandkrabben auf die Frühjahrszeit beschränkt sei, während in Wirklichkeit nichts dagegen spricht anzunehmen, daß der Aufstieg die ganze warme Jahreszeit über andauert, was im folgenden erläutert werden soll.

Im Winter 1932/33 hielten sich im tiefen Wasser der Elbe bei Hamburg dichte Scharen von jungen Krabben auf. Diese Überwinterungsgesellschaften verschwanden fast vollkommen gegen Anfang April und von derselben Zeit an fingen die Fischer dieselben Größen in Massen in ihren Stellnetzen und Reusen. Diese Beobachtungen zeigten recht klar, daß die Menge der bei Hamburg überwinterten Tiere bereits im März ihren Weg flußaufwärts fortgesetzt haben und ganz ähnlich müssen die Verhältnisse nach vorhandenen Beobachtungen in anderen Strömen und an anderen Orten liegen.

Der Aufbruch aus den »Winterquartieren« dürfte frühestens im Februar, gewöhnlich aber im März stattfinden und zwar früher oder später, ganz den Witterungs- und Temperaturverhältnissen entsprechend. Kennzeichnend für diese Frühjahrswanderung ist, daß sie im tieferen Wasser und in dichten Zügen vor sich geht, worauf auch die Massenfänge der Fischer in dieser Zeit zurückzuführen sind. Diese Art des Aufstieges dauert nun bis in den Mai hinein, ausnahmsweise wohl auch bis Juni und von da ab verläuft die Bergwanderung der Krabben unter einem ganz anderen Bilde.

Mit dem Eintritt wärmerer Tage im Mai werden nämlich die Ufer der Flüsse mit Krabben allmählich aufs neue besiedelt, und zwar mit denselben Größenformen, die bis dahin im tieferen Wasser in ziemlich dichten Verbänden flußaufwärts gewandert sind. Auch Bäche und Gräben und andere Gewässer beleben sich dann mehr und mehr wieder mit Krabben. Diese Tatsachen lassen sich nicht anders deuten, als daß die Scharen der aufsteigenden Krabben sich von Mai an auflösen, die Tiere ausschwärmen und zum großen Teil an der Uferzone und in seichten Gewässern ihre Wanderung fortsetzen.

Daß sie aber weiter wandern, wenn auch wahrscheinlich mit geringerer Geschwindigkeit, zeigen die Fänge in Fischerbuhnen und Reusen, die bis an das Ufer hinangestellt sind, sowie das Auftreten von Krabben in abgelegenen Gewässern auch in der Sommerzeit.

Die Wanderungen der Wollhandkrabben flußaufwärts lassen sich demnach durch folgende drei Momente kennzeichnen: 1. Sammlung der Krabben während des Winters im tieferen und wärmeren Wasser, 2. geschlossener Aufbruch und scharenweiser Aufstieg im tieferen Wasser der größeren Flüsse in den Frühjahrsmonaten und 3. Ausschwärmen der bisher vereinigten Scharen, indem ein Teil die Wanderung am Ufer fortsetzt und ein anderer Teil in seichtes Wasser, Nebenläufe, Gräben und Kanäle eindringt.

Bei der Bergwanderung haben die Krabben meistens eine starke Strömung zu überwinden. Sie ziehen daher, was andere Beobachter bestätigen, vorwiegend am Rande des Fahrwassers, wo sie weniger Widerstand finden oder sogar den der Hauptströmung entgegengesetzten Nehrstrom ausnützen können. Große Hindernisse bilden für die Tiere die der stärksten Strömung ausgesetzten Buhnenköpfe, wo daher auch eine Stauung der Krabbenzüge festzustellen ist und zahlreiche Tiere besonders unter den Blocksteinen zu finden sind. Wird der Aufstieg im Wasser zu schwierig, so versuchen die Krabben die vorhandenen Hindernisse auf dem Landwege zu umgehen. Sie überklettern Wehre, Schleusen und Dämme und auf dem Landwege gelangen sie auch in abgelegene und abgeschlossene Gewässer. Dies alles sind Zeichen, wie stark bei den Tieren der Wandertrieb ausgebildet ist, der sie zu fast unglaublichen Leistungen befähigt.

Über die Geschwindigkeit des Aufstieges der Wollhandkrabben lassen sich bisher keine genauen Angaben machen. Den einzigen der hierüber vorliegenden Berechnungen von SCHIEMENZ (Mitt. d. Fisch. Ver. Ostausg. 1932), nach dem der Auf- und Abstieg der Krabben innerhalb eines Jahres erfolgen soll, kann ich nicht zustimmen. Ich schätze vielmehr, daß die Aufwärtswanderung in den meisten Fällen mehrere Jahre dauert, von der Elbmündung bis Dresden etwa 3 bis 4 Jahre. Einen Anhalt hierüber geben die Größenverhältnisse der Krabben, die mit der Entfernung von der Küste an Größe natürlich immer mehr zunehmen müssen. Auf der genauer untersuchten Strecke von über 100 km Länge von Hamburg elbaufwärts bis Dömitz konnte ich feststellen, daß die Durch-

schnittsgröße der Uferbevölkerung von 8,9 mm bis 23,5 mm Panzerlänge zugenommen hatte und demnach möchte ich zu der Überwindung jener Strecke mindestens etwa ein Jahr annehmen. Auf jeden Fall dauert der ganze Aufstieg in der Regel mehrere Jahre, was näher zu beweisen hier zu weit führen würde.

2. Die Wanderung zu den Laichgebieten. Gegenüber der Wanderung flußaufwärts läßt sich der Abstieg der Krabben zur Küste durch folgende drei Momente kennzeichnen: 1. er fällt vorwiegend in die Herbst- und Wintermonate, 2. an ihm nehmen fast nur erwachsene Tiere von über 40 mm Länge teil, 3. er geht weniger in der Uferzone, sondern mehr in der Strommitte vor sich.

Weit landeinwärts soll die Abwanderung nach MESECK (Z. f. Fischerei, 1933) bereits im Juni einsetzen, doch fehlen über diesen Zeitpunkt noch nähere Angaben, genau so wie aus dem Juli bisher keine näheren Unterlagen zu erhalten waren, wenn auch anzunehmen ist, daß an dafür günstigen Stellen die Talwanderung dann schon zu spüren sein muß. Für die Monate August bis Oktober, wohl die Hauptzugzeit im Mittellauf der großen Ströme, liegen viele Beobachtungen aus Fischereikreisen vor und zwar aus der Oberelbe bei Schönebeck, Magdeburg, Rathenow (Havel), Hitzacker usw. Dort fängt man in jener Zeit die großen Krabben zentnerweise, bald mehr, bald weniger, was zeigt, daß die Tiere in lockeren Verbänden wie in dichten Scharen dem Meere zustreben.

Recht eingehend konnte von Hamburg aus die Abwanderung in der Unterelbe in den Jahren 1932/33 untersucht werden. Gegen Mitte August 1932 mehrten sich bereits die Fänge großer Krabben unterhalb von Hamburg. Stärkerer Zug setzte aber erst gegen Ende des Monats ein und für die Orte bis etwa 50 km oberhalb von Hamburg war der September der Hauptzugmonat. Von Hamburg elbawärts war starke Abwanderung im Oktober und November, aber ebenfalls noch, wenn auch geringer, im Dezember festzustellen, während von Januar ab nur noch vereinzelte Gruppen oder wenige Nachzügler zu fangen waren.

Nach den bisherigen Erfahrungen kann man die Hauptzeiten für die Abwanderung folgendermaßen angeben: für den Ober- und Mittellauf der Elbe von August bis Oktober und für den Unterlauf von September bis Dezember.

Wenn die absteigenden Krabben das tiefere Wasser und die Strommitte bevorzugen, wie von verschiedenen Seiten bestätigt

wird, so erscheint das sehr zweckmäßig; denn einmal ist es im tieferen Wasser wärmer und ferner ist dort die mithelfende Strömung schneller. Im Gezeitengebiet des Unterlaufes weichen die Tiere dem Flutstrom anscheinend dadurch aus, daß sie sich während der Flut im Boden eingraben, was daraus hervorgeht, daß die Fischer ganz vorwiegend nur während der Ebbezeit die großen Krabben erbeuten. So erfuhr ich von niederelbischen Fischern, daß sie mit dem Treibgarn über Ebbe etwa 100 Krabben fingen, über Flut an demselben Tage aber nur ungefähr 5.

Die Abwanderung der Wollhandkrabben geht wahrscheinlich viel schneller vor sich als der Aufstieg. Einmal sind die großen Tiere viel leistungsfähiger als die kleinen und zum anderen hilft ihnen dabei die Strömung. Es ist daher sehr wohl möglich, daß die ganze Strecke bis zum Laichgebiet in einer einzigen Wanderzeit von wenigen Monaten zurückgelegt wird. Dafür spricht auch, daß die Talwanderung im Gebiet des Oberlaufes schon im Sommer beginnt, während sie sich im Unterlauf bis in den Winter hinzieht. Doch wird man hierüber durch Markierungen der Krabben ohne große Schwierigkeit volle Klarheit erlangen können.

3. Das Verhältnis der Geschlechter während der Wanderung. Während des größten Teiles der Laichzeit halten sich die Männchen von den Weibchen getrennt. Während der Wanderzeit im Süßwasser leben dagegen die Geschlechter beieinander, doch ist das Verhältnis von Männchen zu Weibchen während des Auf- und Abstieges sehr verschieden.

Unter den ersten Bodenstadien im Mündungsgebiet dürfte das Geschlechtsverhältnis 1 : 1 betragen und ähnlich ist es noch unter den 10 bis 25 mm langen Jugendschwärmen aus der Elbe bei Hamburg, wo die Männchen nur wenig überwiegen. Im Mittel- und Oberlauf der Elbe sind dagegen die Männchen ganz erheblich in der Überzahl. Nach einer Liste von Dr. WOLTERSTORFF wurden im Laufe der letzten Jahre bei Magdeburg insgesamt 139 Krabben von 21 mm bis 76 mm Panzerlänge gesammelt, die sich aus 119 Männchen und nur 20 Weibchen zusammensetzten. Ein ähnliches Verhältnis fand ich in den Proben von anderen oberelbischen Fundorten und danach scheint es so, als nähmen die Männchen immer mehr zu, je weiter man den Fluß hinauf kommt.

Diese Tatsachen deuten darauf hin, daß die Männchen weiter die Flüsse hinaufsteigen als die Weibchen, die anscheinend weniger wanderlustig sind und mehr in der Nähe der Flußmündungen zurückbleiben. Offenbar liegen

die Verhältnisse bei der Wollhandkrabbe umgekehrt wie beim Aal, bei dem die Männchen bekanntlich mehr in der Küstennähe bleiben, die Weibchen dagegen weit landeinwärts streben.

Ganz anders als bei den aufsteigenden Jugendschwärmen ist das Geschlechtsverhältnis bei den talwärts wandernden Laichschwärmen. Nach dem Verlauf der Paarungsgewohnheiten zu schließen, dürfte die Masse der Männchen früher im Laichgebiet erscheinen als die der Weibchen und daher dürften die ersten auch eher abwandern als die zweiten. Diese Vermutung wird durch die Beobachtung bestätigt, daß zu Beginn der Abwanderung die Männchen, gegen Ende derselben die Weibchen überwiegen. Allerdings sind die Erfahrungen über das Verhältnis der Geschlechter besonders bei den abwandernden Krabben noch gering und es bedarf noch weiterer Untersuchungen, um in diesem Punkte völlige Klarheit und Sicherheit zu haben.

Im großen und ganzen sind wir jedoch über die Wanderungen der Wollhandkrabbe schon heute recht gut unterrichtet, viel besser als über die Wanderungen anderer Decapoden, über die wir nach BALSS (Ergebnisse der Biologie 1930) nicht viel wissen. Was z. B. von den Wanderungen der Landkrabbe *Gecarcinus ruricola* (L.) von den Antillen bekannt ist, von denen fast in allen Lehrbüchern der Zoologie zu lesen ist, geht auf teilweise »phantastische« (BALSS) alte Berichte aus den Jahren 1742 und 1783 zurück. Danach sollen jene Landkrabben in drei Haufen von den Bergen zum Meer marschieren, zuerst die Männchen, dann einige Tage später die Weibchen und schließlich die Nachhut aus Männchen und Weibchen bestehend. Es ist bezeichnend, daß nach jenen alten Berichten die Männchen vor den Weibchen abwandern sollen, was in gleicher Weise auch bei *Eriocheir* der Fall zu sein scheint.

Zum Schluß sei noch besonders betont, daß die Wollhandkrabbe regelmäßig weite Wanderungen nur flußauf- und abwärts ausführt. Im Seewasser mögen die Tiere gelegentlich umherstreifen, besonders wenn sie vom Mündungsgebiet eines Stromes abgeirrt sind und den Weg in das Süßwasser suchen, doch haben diese Ortsveränderungen mit regelmäßigen Wanderungen nichts zu tun; es sei denn, daß besondere Verhältnisse vorliegen wie vielleicht in der östlichen Ostsee, die möglicherweise von den Krabben (ganz ähnlich wie vom Flußaal) als Binnensee angesehen wird. Doch diese Fragen werden sicherlich, nachdem durch die vorliegenden Untersuchungsergebnisse eine breitere Grundlage geschaffen ist, bald ihre Klärung erfahren und damit werden wir unter den Decapoden

wenigstens einen Vertreter besitzen, der sich durch einen starken Wandertrieb auszeichnet und dessen Wanderungen in ihren Einzelheiten dann ebenso gut erforscht sein werden wie die Wanderungen vieler Fische und der Zug zahlreicher Vogelarten.

19. Herr Dr. F. WEYER (z. Z. Rostock):

Beobachtungen zur Rassenfrage bei *Anopheles maculipennis* in Norddeutschland.

Im Frühjahr 1931 erhielt ich den Auftrag, in Zusammenarbeit mit dem Tropeninstitut Hamburg (Prof. MARTINI) bestimmte Untersuchungen über die Rassenfrage bei *Anopheles maculipennis* in Norddeutschland auszuführen. Die Untersuchungen sollten im Rahmen gleichgerichteter Arbeiten der International Health Division der Rockefeller Foundation an anderen Stellen Europas, vornehmlich in Italien und Albanien stehen.

Diese Rassenforschungen sind von einer epidemiologischen Problemstellung ausgegangen. Seit etwa 50 Jahren ist die Malaria aus Nordeuropa und damit auch aus Deutschland so gut wie ganz verschwunden. *Anopheles maculipennis*, der für die Übertragung der Krankheit verantwortlich zu machen ist, hat jedoch zahlenmäßig durchaus nicht so abgenommen, daß damit das Verschwinden der Malaria erklärbar wäre. Darüber hinaus gibt es heute in bestimmten malarischen Ländern (z. B. Italien) einzelne Bezirke, die trotz reichlicher Anophelenfauna von der Malaria verschont sind. Unter diesen Gesichtspunkten spricht man von einem »Anophelismus sine malaria«, der eins der Hauptprobleme der heutigen Malariaforschung bildet und in dessen Hintergrund praktischmedizinische und entomologische Fragen der Malaria- und Mückenbekämpfung stehen¹. ROUBAUD schien in Frankreich eine plausible Erklärung für den »Anophelismus sine malaria« gefunden zu haben. Er stellte die Theorie der zoophilen und anthropophilen Rassen bei *Anopheles maculipennis* auf. Danach ist die Malariafreiheit anophelesreicher Gebiete darauf zurückzuführen, daß die hier vorkommenden Anophelen »zoophil« oder »misantrop« sind, d. h. in erster Linie das Vieh stechen, während in Malariagegenden eine »anthrophile« Rasse die Fortdauer der Krankheit verursacht.

Eine solche rassenmäßige Instinktdifferenz liegt durchaus im Bereich der Möglichkeit. Es galt, diese Theorie auf ihre Richtig-

¹ Näheres über die ganze Fragestellung siehe bei MARTINI, E., Die Rassenfrage bei *Anopheles maculipennis*. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. 35. 1931.

keit hin zu prüfen, in andern Ländern ihre Allgemeingültigkeit zu bestätigen, die geographische Verbreitung der Rassen festzulegen, vor allem aber nach morphologischen Rassenmerkmalen zu suchen und eventuell noch andere physiologische Eigenschaften zu ermitteln. Seitdem ist die Rassenforschung noch in Fluß, ohne bisher zu eindeutigen Endergebnissen gekommen zu sein.

Aus der Fülle des Gesamtproblems möchte ich hier vor allem über diejenigen Fragestellungen und ihre derzeitigen Ergebnisse kurz referieren², in die ich durch meine Mitarbeit besonderen Einblick gewonnen habe und die auch von der rein zoologischen Seite Interesse erwecken. Im Verlaufe der Arbeiten, deren Methodik Beziehungen zu den verschiedensten Einzeldisziplinen der Biologie aufweisen mußte, ergaben sich zahlreiche theoretische Sonderprobleme, und es ließen sich zum Teil sehr interessante, neue Einblicke in die allgemeine Stechmückenbiologie gewinnen. Diese Resultate mußten vielfach unvollständig bleiben, denn bei der epidemiologischen Problemstellung konnten rein theoretische Fragen, etwa der Formbildung, Vererbung, Rassenentwicklung, Tiergeographie usw. nur so weit verfolgt werden, als sie sich der epidemiologischen Zielsetzung unterordnen ließen.

ROUBAUD selbst glaubte als morphologischen Unterschied seiner Rassen die mittlere Zahl der Maxillenzähne, den Maxillenindex, anführen zu können. Die anthropophile Rasse sollte durchschnittlich weniger Zähne besitzen als die zoophile. In Nachprüfung dieser Angaben kamen die Niederländer³ auch ihrerseits zur Aufstellung zweier Rassen in Holland, die sich, so weit es die erwachsenen Weibchen anbetrifft (und nur von diesen soll hier die Rede sein), durch den Maxillenindex und vor allem durch die mittlere Größe, die Thorax- und Flügellänge unterscheiden und die auch Beziehungen zur Malaria haben sollten.

Diese Dinge mußten zunächst in Norddeutschland nachgeprüft werden. Die Ausgangsbasis für meine ersten Untersuchungen war Emden in Ostfriesland. Nicht jeder wird vielleicht wissen, daß in Ostfriesland auch heute noch endemisch Malaria auftritt, daß es dort 1918 einige Tausend Malariakranke gegeben hat und daß in Emden eine amtliche Malariauntersuchungsstation existiert, die in diesem Jahr bis Pfingsten wieder 106 Malariakranke ermittelt hat. Bereits

² Ausführlichere Teilergebnisse siehe WEYER, F., Zentralbl. f. Bakt. I. Abt. Orig. 127, 398–417. 1933 u. WEYER, F., Rivista di Malariologia 1933 (im Druck).

³ DE BÜCK, A. (1926) u. de BÜCK, A., u. SWELLENGREBEL, N. H., Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 1931.

im Beginn meiner Arbeiten erhielt die ganze Rassenlehre eine wertvolle Förderung. In Fortführung der FALLERONISCHEN⁴ Untersuchungen fanden MARTINI, MISSIROLI und HACKETT⁵ in der Zeichnung und Strukturierung der Anopheleseier ein Merkmal, das nach allem, was wir bis heute wissen, als wirklich brauchbares Rassenmerkmal gelten kann. Wir beobachteten die Eiunterschiede jetzt im dritten Jahr. Obwohl wir viele Hundert Gelege studiert haben, dürfte kaum jemals eine Unklarheit darüber aufgetreten sein, welchem Eitypus ein bestimmtes Gelege zuzuordnen wäre. Ausgesprochene Zwischenformen sind nicht vorhanden. Bei der recht mühevollen niederländischen Unterscheidungstechnik stellen sowohl Größe wie Maxillenindex der beiden Rassen Fluktuationen dar. Die Variationskurven für die Merkmale überschneiden sich, nur die Kurvengipfel differieren. Es ist dabei unmöglich, von einer einzelnen Mücke auszusagen, welcher Rasse sie angehört. Bei der neuen Technik werden die Mücken in Einzelkäfigen zur Eiablage isoliert, und an Hand der erzielten Gelege können genauere Aussagen über den Rassencharakter irgendeines Fanges gemacht werden. Auf Grund dessen wissen wir heute, daß die *Anopheles*-populationen in Norddeutschland in 1. Linie 2 Gruppen enthalten, die wir zunächst Rassen nennen. Für die praktische Seite ist es dabei gleichgültig, ob es sich um Rassen oder nur Varietäten oder gar um neue Arten handelt. Es ist die Rasse *atroparvus* und die Rasse *messeae*. Eigene Studien in Holland ließen es als sicher erscheinen, daß unsere Rasse *atroparvus* mit der niederländischen kleinflügeligen identisch ist, unsere Rasse *messeae* mit der niederländischen großflügeligen.

Auf dieser Grundlage konnten nun die Messungen und Zählungen in möglichst reinrassigen Gebieten fortgesetzt werden. An zahlreichen Kontrollplätzen wurden in bestimmten zeitlichen Abständen Populationen aus den Ställen abgefangen und gemessen, um anschließend Mittelwerte, mittleren Fehler, Variationskoeffizienten und in einigen Fällen die Korrelationskoeffizienten zu berechnen. Ich beschränke mich hier auf die Flügelmessungen und die Zahnzählungen. Insgesamt wurden bisher rund 4000 Anophelen der Rasse *atroparvus* und rund 600 der Rasse *messeae* ausgewertet. Bei einem Gesamtdurchschnitt erhalten wir für *atroparvus* einen Maxillenindex von 17,7, für *messeae* einen solchen von 17,0. Ob-

⁴ FALLERONI, Rivista di Malariologia 5. 1926.

⁵ MARTINI, E., MISSIROLI, A., u. HACKETT, L.W., Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 35. 1931.

wohl der von den Niederländern angegebene Spielraum von 16 bis 18 Zähnen nicht erreicht wird, liegt hier nichtsdestoweniger ein konstanter Unterschied vor. Alle Einzelfänge aus den verschiedensten Zeitabschnitten verhalten sich ganz ähnlich wie der Gesamtdurchschnitt. Der Maxillenindex für *atroparvus* ist derselbe in Ostfriesland, in den Elbmarschen, auf Neuwerk bei Cuxhaven und auf Rügen; er ist der gleiche für *messeae* z. B. in Mecklenburg und an den oberbayerischen Seen. Es liegt daher nahe, im Maxillenindex auch ein genotypisches Merkmal zu sehen. Zählungen in Norditalien⁶, wo *atroparvus* nur einen Index von 15,8 hat, zeigen jedoch, daß auch dieses Merkmal noch regional variieren kann. Wir können somit vorläufig nur von einem Phänotypus sprechen.

Bei Zugrundelegen des Gesamtdurchschnittes hat *messeae* eine mittlere Flügellänge von 5,26, *atroparvus* von 5,11 mm. Wieder ist der Unterschied geringfügiger als in Holland, wo für *messeae* 5,42, für *atroparvus* 4,96 mm gemessen wurden. Das ungleiche zahlenmäßige Verhältnis der von mir gemessenen Rassen verlangt eine weitere Analyse des Gesamtfanges. Hier handelt es sich nämlich nicht um einen konstanten Unterschied. Ich greife nur 2 Beispiele heraus. Ein Fang *atroparvus* aus dem Winter 1931/32 in Vergleich gesetzt zu einem beliebigen Fang *messeae* zeigt, daß *atroparvus*, also die kleinflügelige Rasse der Niederländer, hier die größeren Flügel besitzt. Die *atroparvus*-Flügel sind 5,36 mm, die *messeae*-Flügel nur 5,24 mm lang. Eine *atroparvus*-Population von Mönchgut auf Rügen hat dieselbe Flügellänge wie *messeae* von Schwerin oder Oberbayern aus der gleichen Zeitperiode.

Die Flügelgröße unterliegt also starken Schwankungen. Das gilt besonders für *atroparvus*. *Messeae* ist nach den bisherigen Fängen recht einheitlich. Bei *atroparvus* können an ein und derselben Kontrollstelle die Differenzen der Flügelgröße zu verschiedenen Zeiten so stark sein, daß der durchschnittliche Unterschied zwischen *atroparvus* und *messeae* erreicht und sogar übertroffen wird. Die Größe variiert nicht nur innerhalb eines Jahres, sondern auch von einem Jahr zum andern und innerhalb enger lokaler Grenzen. Selbst wenn wir annehmen, daß im Genotypus der beiden Rassen ein Größenunterschied verankert liegt, sind es offenbar in erster Linie Umweltfaktoren, die die endgültige Größe der Imagines bestimmen. Ein etwa vorhandener Genotypus ist überdeckt, so daß er nicht mehr feststellbar und darum praktisch

⁶ MISSIROLI, A., HACKETT, L. W. u. MARTINI, E., Rivista di Malariologia 12. 1933.

bedeutungslos ist. Auch für die Größe ist somit nur die Bezeichnung Phänotypus zulässig. Möglicherweise handelt es sich nur um eine einfache Modifikation.

Welche äußeren Einflüsse die definitive Größe abändern, darüber sind wir vorerst nur auf Vermutungen angewiesen. In der Larvenperiode können zahlreiche fördernde und hemmende Faktoren wirksam werden, die allgemeinen klimatologischen Verhältnisse, die Wassertemperatur, die chemische Zusammensetzung des Brutwassers, damit in Verbindung der Planktonreichtum usw. Aus der Reihe der kontinuierlichen Einzelfänge läßt sich eine Erscheinung mit einer gewissen Regelmäßigkeit verfolgen: Mücken, deren Larvalentwicklung in kühlerer Jahreszeit anzusetzen ist, sind größer als solche, die aus einem warmen Zeitabschnitt stammen. Man kann so recht gut Sommer- und Wintermücken auseinander halten. 1932 ist durchschnittlich wärmer gewesen als 1931. 1932 sind die Anophelen auffällig kleiner als im Vorjahr. Danach dürfen wir vielleicht in der Temperatur der Brutgewässer den wichtigsten Faktor erblicken, der auf die Anophelengröße Einfluß hat. Versuche, die Frage nach dem Genotypus der Größe auf experimentellem Wege mit Laboratoriumszuchten zu lösen, sind bisher auf Schwierigkeiten gestoßen.

Wir kommen damit auf einige beachtliche physiologische Unterschiede der beiden Rassen. *Atroparvus* begattet sich in der Gefangenschaft sehr leicht. Hier sind also Laboratoriumszuchten einfach. Begattung in der Gefangenschaft ist bei *messeae* bisher aber nur ein einziges Mal beobachtet worden⁷. Die physiologischen Merkmale interessierten natürlich besonders unter dem Gesichtspunkt, ob die Rassen tatsächlich mit dem Problem des »Anophelis-mus sine malaria« in Verbindung zu bringen sind. Vorausschicken muß ich, daß wir Malaria in Deutschland und auch wohl in Holland nur im Gebiet der *atroparvus* haben. Aber *atroparvus* braucht nicht immer mit Malaria vergesellschaftet zu sein. Es gibt bei uns genügend mückenreiche Gegenden dieser Rasse, die malariafrei sind. Unter den physiologischen Unterschieden sind den Holländern zuerst die Überwinterungsgewohnheiten aufgefallen. *Atroparvus* überwintert in besetzten Viehställen und saugt auch im Winter öfters Blut. Man spricht hier von einer Semihibernatio. Die Mücke kann nach Angabe der Niederländer auch im Herbst und Winter in die Wohnungen kommen und den Menschen stechen. Diesen

⁷ SWELLENGREBEL, N. H. u. DE BUCK, A., Bull. Soc. Path. Exot. 26, 274. 1933.

Eigenschaften vor allem schreiben die niederländischen Autoren die Bedeutung der Rasse für die Malariaübertragung zu. *Messeae* dagegen unterliegt einer völligen Überwinterung ohne Blutaufnahme in unbewohnten, kalten Räumen. Die Segregation, d. h. die Trennung der beiden Rassen in gemischtrassigen Bezirken nach der Art des Überwinterungsplatzes in der kühlen Jahreszeit ist auch in unserem Arbeitsgebiet feststellbar, besitzt jedoch zahlreiche, nicht unwesentliche Ausnahmen. Wichtig ist vor allem die Labilität, die die Rasse *atroparvus* auch hier auszeichnet. Unter gewissen Bedingungen kann *atroparvus* in der gleichen Weise überwintern wie *messeae*, also ebenfalls eine völlige Überwinterung ohne Blutaufnahme durchmachen.

In Verfolgung besonderer physiologischer Eigenschaften der Rassen sind Haus- und speziell Schlafzimmeranophelen eingehender studiert worden, ihre Häufigkeit, ihre Verteilung zeitlich und räumlich, ihre Rassenzugehörigkeit und ihr physiologischer Zustand. Im Interesse einer etwa vorhandenen Zoophilie oder Anthropophilie war die Art der Blutmahlzeit bei den im Stall und Zimmer angetroffenen Anophelen festzustellen. Die Blutzugehörigkeit wurde mit Hilfe der Präzipitinmethode unter Benutzung von 6 verschiedenen Antisera identifiziert. Aus den Resultaten all dieser Arbeiten verdienen folgende Punkte festgehalten zu werden: Die Zahl der Zimmermücken ist im Verhältnis zu der der Stallmücken überall sehr gering. Zimmermücken sind am häufigsten in den warmen Sommermonaten. Sie werden im Herbst in den von mir untersuchten Häusern ganz selten. Im Winter wurden überhaupt keine Anophelen in Wohn- oder Schlafräumen beobachtet. In dieser Richtung sind von uns also keine Beziehungen der Rassen zur Malaria festgestellt. Es ist höchstwahrscheinlich, daß die Mücken nicht nur in geschlossenen Räumen, sondern auch das Weidevieh im Freien stechen. Man findet im Zimmer Mücken mit Menschen- und Viehblut und in den Ställen desgleichen. Die meisten Zimmermücken haben Menschenblut gesogen, die Stallmücken fast ausschließlich Viehblut. Beide Rassen finden sich in Ställen und Schlafzimmern, jedoch vorwiegend im Stall. Beide Rassen saugen Menschen- und Viehblut. Die besondere Neigung einer Rasse für einen bestimmten Blutspender ist nicht nachzuweisen gewesen.

Die überraschende Tatsache, daß in einem Gehöft, in dessen Stall ausschließlich *atroparvus* vertreten war, auffällig viele *messeae* im Schlafzimmer saßen, lenkt die Aufmerksamkeit auf ein anderes Gebiet der Anophelesphysiologie, bei dessen Erforschung wir gerade

erst im Anfang stehen⁸. Ich meine hier die Beziehungen der Anophelen zum Mikroklima, speziell der Temperatur und Luftfeuchtigkeit. Nach unseren bisherigen Feststellungen müssen die beiden Rassen andere mikroklimatische Praedilekta besitzen. *Messeae* liebt wohl kühlere Temperaturen. Damit wird auch der Überwinterungsunterschied zusammenhängen. Das gehäufte Vorkommen der Anophelen in bestimmten Räumen braucht nicht allein von den dort vorhandenen Blutspendern abzuhängen. Darüber hinaus könnte auf dem Umweg über die mikroklimatischen Praedilekta sogar eine Beziehung der Rassen zur Malaria vorhanden sein. Wenn *messeae*, der den Menschen ebensogut wie *atroparvus* sticht, nach dem Saugen Temperaturen unter 16° aufsucht, bei denen also die Plasmodien nicht mehr reifen können, scheidet er für die Malariaverbreitung aus, selbst wenn er anthropophil wäre!

Zum Schluß sei noch auf einen ökologischen Rassenunterschied hingewiesen. *Atroparvus* tritt vornehmlich im Küstengebiet, ferner auf Inseln und Halbinseln im Meer auf, so z. B. in Ostfriesland, auf Neuwerk bei Cuxhaven, auf Rügen, Fehmarn und auf dem Darß i. Pommern. Die Rasse findet sich außerdem an Inlandsalzstellen, z. B. bei Oldesloe, Eisleben oder Bad Sülze. *Messeae* finden wir rein u. a. in großen Seengebieten oder Flußtalern, z. B. in Mecklenburg, in Oberbayern oder im Rheintal. Es scheint danach eine Beziehung der Rassenverteilung zu den hydrologischen Bedingungen, d. h. den Brutwasserverhältnissen zu bestehen. In den speziellen Arbeitsgebieten wurden Bruttümpel und Gräben öfters auf den Cl-Gehalt und das p_H hin analysiert. Das Ergebnis einer großen Zahl von Wasseranalysen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Rasse *atroparvus* häufig in Gegenden mit leicht brackigem Wasser beobachtet wird. Ein Salzgehalt von 0,1 bis 0,3‰ in Ostfriesland reicht jedoch nicht an die von den Niederländern für die Brutplätze dieser Rasse gefundenen Werte von 1,3‰ heran. Nur Rügen hat einen ähnlich starken Salzgehalt. Die *atroparvus*-Larven können aber ebensogut auch im Süßwasser gefunden werden. Diese Rasse hat hier keine engen Grenzen; sie ist nicht sehr wählerisch und zeigt sich auch in dieser Beziehung anpassungsfähiger als *messeae*.

Bei der allgemeinen Charakterisierung der Rassen müssen wir unterscheiden zwischen theoretisch und praktisch wichtigen Eigenschaften, die als Rassenmerkmale Geltung haben können. Der

⁸ Siehe MARTINI, E. u. TEUBNER, E., Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg. 37. 1933, Beih. 1.

genotypische Charakter von Maxillenindex und Flügellänge ist noch nicht erwiesen, vielleicht auch gar nicht vorhanden; praktischen Wert haben beide Merkmale nicht. Auf Grund physiologischer oder ökologischer Erscheinungen lassen sich die Rassen bei uns nicht einwandfrei erkennen. Die zahlreichen Ausnahmen, die *atroparvus* betreffen, machen die Diagnosen gerade in zweifelhaften oder gemischtrassigen Gebieten vielfach wertlos, von der beschränkten Anwendungsmöglichkeit dieser Diagnosen ganz abgesehen. Als theoretisch wichtiger, allgemein biologischer Unterschied scheint mir auf der einen Seite die Konstanz und Geschlossenheit der Rasse *messeae*, auf der andern Seite die Labilität der Rasse *atroparvus* sehr beachtlich. Diese Labilität bezieht sich sowohl auf morphologische Eigentümlichkeiten wie auf physiologische und ökologische Gewohnheiten. Vor allem ist aber der Unterschied der Eizeichnung zu nennen, der bisher die einzige exakte morphologische Differenz darstellt und der vom praktischen Standpunkt alle übrigen Merkmale in den Hintergrund treten läßt.

Die Ausgangsfrage nach den Beziehungen zwischen Rassen und Malariavorkommen ist somit bisher ungelöst. Schwierigkeiten ergeben sich dadurch, daß die Beobachtungen eines Landes nicht ohne weiteres auf ein anderes übertragen werden können, und daß die Grenzen der morphologisch oder ökologisch unterschiedenen Rassen sich nicht mit den physiologischen Rassengrenzen zu decken scheinen. Die neuen Einblicke in die allgemeine Stechmückenbiologie sind vielleicht geeignet, auch neue Wege zur Lösung des epidemiologischen Problems zu weisen.

20. Herr Prof. K. v. HAFFNER (Hamburg):

Die Mechanik der Blutbewegung bei *Phronima sedentaria*.

(Mit 7 Abbildungen.)

Während die Blutzirkulation in den Gefäßen der Arthropoden im allgemeinen geklärt ist, sind die Angaben über den lakunären Teil des Kreislaufs lückenhaft und unsicher. Gerade dieser Teil der Blutzirkulation, der in Blutsinussen und Blutkanälen erfolgt, entzieht sich meist der Beobachtung, häufig sogar in durchsichtigen Tieren. Zur Untersuchung mußte daher ein Objekt gewählt werden, daß einerseits groß genug war, um die Blutzirkulation auch bei schwacher Vergrößerung gut beobachten zu können, andererseits sich durch besonders große Durchsichtigkeit auszeichnete. *Phronima sedentaria*, ein Vertreter der Hyperiidien unter den Amphi-

poden, erfüllt diese Bedingungen in hohem Maße. Die morphologischen Grundlagen schienen mir nach der gründlichen Untersuchung von CLAUS (1879) vorhanden zu sein, was sich aber im Verlauf der Untersuchung als nicht zutreffend erwies. Zu einem

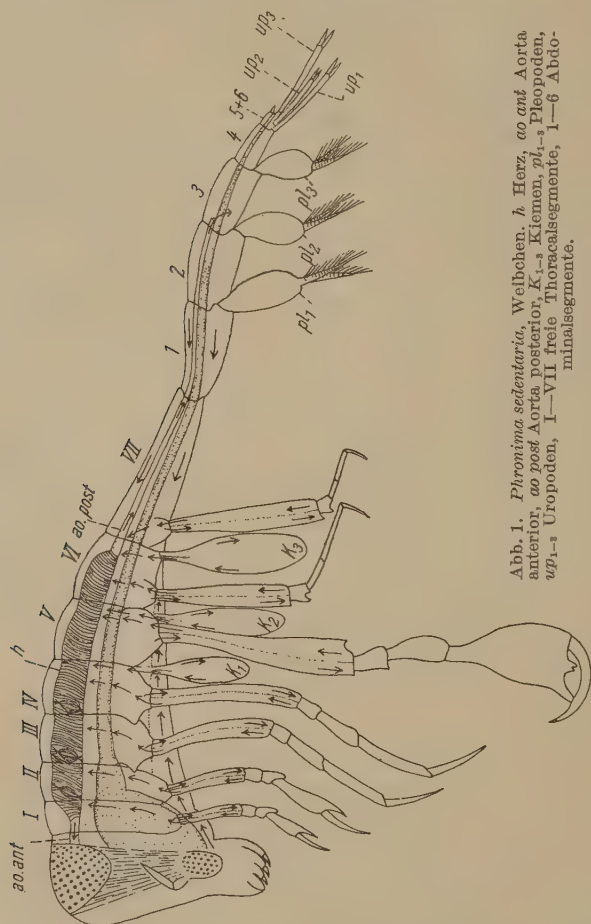


Abb. 1. *Phrynomia sedentaria*. Weibchen. *h* Herz, *ao. ant.* Aorta anterior, *ao. post.* Aorta posterior, *K*₁₋₃ Kiemen, *pl*₁₋₃ Pleopoden, *up*₁₋₃ Uropoden, *I-VII* freie Thoracalsegmente, *1-6* Abdominalsegmente.

Verständnis des lakunären Teils des Kreislaufs ist es allerdings notwendig, die gesamte Blutzirkulation zu kennen; das Herz und die Gefäße mußten daher auch sorgfältig untersucht werden.

Aus der eingehenden Untersuchung hebe ich einige Ergebnisse hervor, die von allgemeinem Interesse sein dürften. Zur Orientierung über den Körperbau und die Strömungsrichtungen, die sich beim lebenden Tier ohne Schwierigkeiten beobachten lassen, mag

Abb. 1 dienen, die ein Weibchen von *Phronima* in seitlicher Ansicht zeigt. Auf den Kopfabschnitt, mit dem das erste Thoraxsegment verschmolzen ist, folgen sieben freie Thoraxsegmente (I–VII). Jedes dieser Segmente ist mit einem Paar Brustbeinen (Thoracopodien) versehen. Außerdem trägt das vierte, fünfte und sechste Thoraxsegment je ein Paar Kiemen (K_{1-3}). Das Abdomen besteht aus 6 Segmenten. Die vorderen 3 Abdominalsegmente sind Träger der Pleopoden (pl_{1-3}); die hinteren 3 Segmente, von denen das fünfte und sechste miteinander verschmolzen sind, tragen die schmalen, stabförmig verlängerten Uropoden (up_{1-3}).

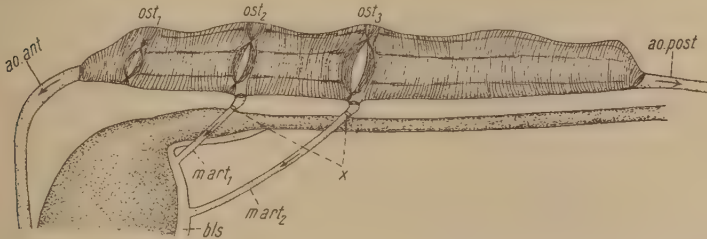


Abb. 2. Herz und Arterien in seitlicher Ansicht. *ao. ant.* Aorta anterior, *ao. post.* Aorta posterior, *m. art.* Magenarterien, *x* Durchtrittsstelle der Magenarterien durch das Pericardialseptum.

Der dorsal gelegene Herzschlauch (*h*), der sich vom ersten bis zum hinteren Teil des sechsten Thoracalsegments erstreckt, setzt sich nach vorn in eine Aorta anterior (*ao. ant.*), nach hinten in eine Aorta posterior (*ao. post.*) fort. Bei einer Systole des Herzens strömt das Blut in der Aorta anterior bis zum Gehirn, in der Aorta posterior bis in das dritte Abdominalsegment. In den lakunären Bluträumen sind beim lebenden Tier ohne Schwierigkeiten folgende Ströme zu beobachten. Das Blut aus dem Kopfabschnitt strömt an der Bauchseite in der Umgebung der Ganglienkeite und an der Seite des Magens und Darms nach hinten, ungefähr bis zur Mitte des sechsten Brustsegments. Das aus dem Abdomen zurückkehrende Blut strömt dorsal und ventral nach vorn. Der ventrale Blutstrom läßt sich rostrad bis zur Mitte des sechsten Segments verfolgen. Von diesen ventralen Hauptströmen zweigen Stromschlingen in die Beine und Kiemen ab. Hier werden durch Scheidewände (Membranen) je 2 Blutkanäle voneinander gesondert. In den vorderen vier Extremitäten und in den Kiemen bewegt sich das Blut in hinteren Blutkanälen absteigend und in vorderen Blutkanälen aufsteigend. In den hinteren Extremitäten strömt das Blut umgekehrt, vorn abwärts und hinten aufwärts. Die Beobachtung

der Strömungsrichtung in den Beinen kann am besten im Basalglied (Basis) erfolgen, da hier relativ wenig Muskulatur vorhanden ist und die Scheidewand zwischen vorderem und hinterem Blut-

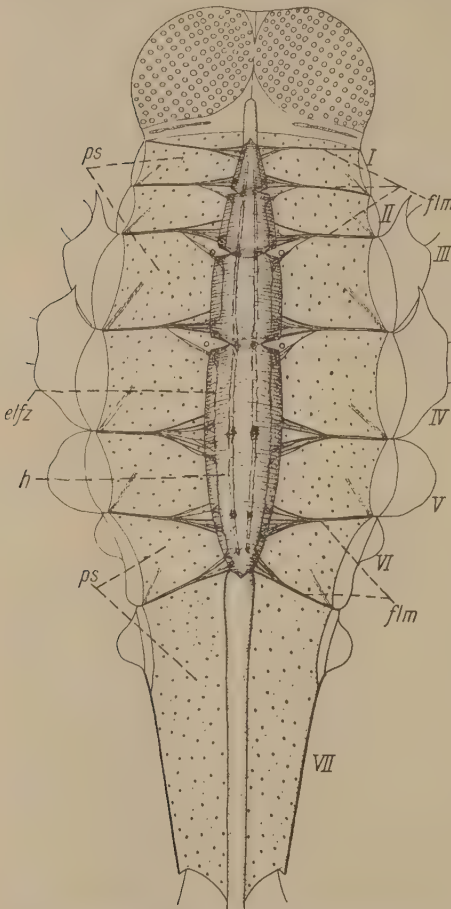


Abb. 3. Dorsalansicht des Herzens und des Pericardialseptums. *h* Herz, *ps* Pericardialseptum, *flm* Flügelmuskeln, *elfz* elastische Faserzüge, I—VII freie Thoracalsegmente.

kanal deutlich hervortritt. Aus den Beinen und Kiemen gelangt das Blut an den Seiten des Körpers aufsteigend wieder zum Herzen.

Die nächste Abbildung (Abb. 2) zeigt das Herz und die Arterien von *Phronima* in seitlicher Ansicht. Das Herz ist mit 3 Paar Ostien versehen, die im 2., 3. und 4. Thoracalsegment liegen (*ost*₁₋₃). Am vorderen Ende des Herzens nimmt die Aorta anterior (*ao. ant.*) ihren Ursprung, am Hinterende die Aorta posterior (*ao. post.*). Außerdem sind noch 2 weitere Arterienpaare vorhanden, die dicht hinter dem zweiten u. dritten Ostienpaar am Herzen entspringen. Diese Arterien, die ich als Magenarterien (*m. art.*_{1 u. 2}) bezeichne, sind schon von CLAUS beobachtet worden, doch hat er nicht feststellen können, wohin sie

führen. Nach meinen Untersuchungen treten sie durch das Pericardialseptum (bei *x*) und durch die Muscularis des Magens hindurch und stehen mit einem umfangreichen Blutsinus in Verbindung, der den Magen umgibt (*bls*). Am Ursprung sämtlicher Arterien befinden sich Klappen, die ein Zurückströmen des Blutes während der Diastole verhindern.

Wird der Chitinpanzer auf der Rückenseite des Thorax entfernt, so gewinnt man eine ausgezeichnete Übersicht (Abb. 3) über das Herz und das ausgedehnte unter dem Herzen gelegene Pericardialseptum (*ps*), das sich vom ersten bis zum letzten Thoracalsegment nach hinten erstreckt. Im Pericardialseptum verlaufen sieben Paar bisher unbekannter Muskeln, die ich wegen ihrer Ähnlichkeit mit den entsprechenden Muskeln der Insekten als Flügelmuskeln (*flm*) bezeichne. Sie sind intersegmental an der Seitenwand des Körpers an nach innen vorspringenden Chitinleisten befestigt, ziehen dann als einheitliche Stränge nach dem Herzen zu,

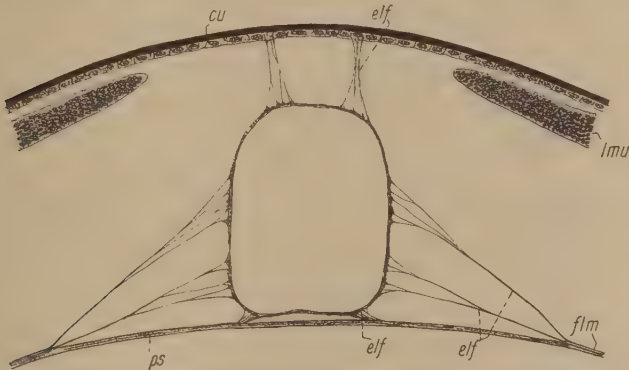


Abb. 4. Verbindung des Herzschlauches mit Integument und Pericardialseptum. *elf* elastische Fasern, *ps* Pericardialseptum, *flm* Flügelmuskeln, *cu* Cuticula, *lmu* Längsmuskeln.

um sich etwa auf halber Strecke zwischen Körperwand und Herzwand in 3–4 Muskelstränge zu gabeln, die ausschließlich im Pericardialseptum unter dem Herzen verlaufen. Von der Gabelungsstelle der Flügelmuskulatur ausgehend ziehen elastische Fasern divergierend an die Herzwand und veranlassen in der Flächenlage das Bild dreieckiger Räume. In der Region der Ostien im 2., 3. und 4. Segment (II, III, IV) sind sie seitlich von den Lippenklappen der Ostien an der Herzwand befestigt, aber auch dort, wo keine Ostien vorhanden sind, setzen sich die elastischen Fasern divergierend an die Herzwand an. Die Fasern, die von den Flügelmuskeln ausgehen, stehen anderseits in Verbindung mit einem System elastischer Faserzüge der Adventitia (*elfz*), die in mehreren Strängen in der Längsrichtung des Herzens verlaufen.

Auf Querschnittserien läßt sich der Zusammenhang zwischen dem Herzen, dem Integument und dem Pericardialseptum gut feststellen (Abb. 4). Dorsal gehen von der Adventitia des Herzschlauches segmental 2 Gruppen von elastischen Fasern (*elf*) aus,

die das Herz mit dem Integument verbinden. Auf der Ventralseite stellen 2 entsprechende Gruppen elastischer Fasern die Verbindung mit dem Pericardialseptum her. Und seitlich sind die schon erwähnten Gruppen elastischer Fasern zu erkennen, die nach der Gabelungsstelle der Flügelmuskeln (*flm*) zu verlaufen. Diese Art der Befestigung des Herzschauches ist für die Mechanik der Blutbewegung natürlich von großer Bedeutung.

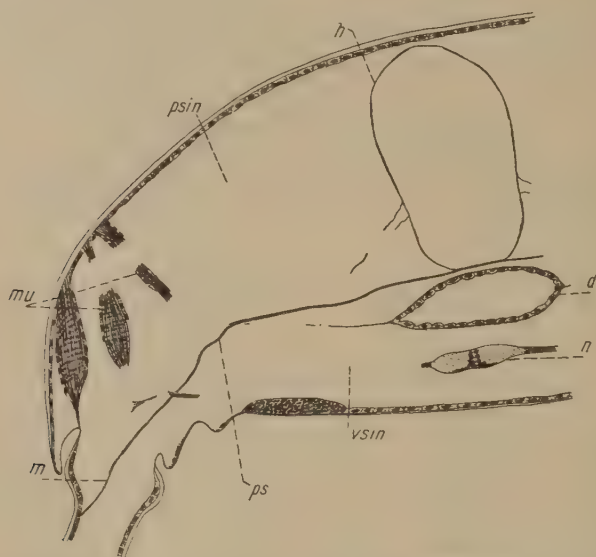


Abb. 5. Querschnitt durch einen Teil des sechsten Thoracalsegments. *h* Herz, *ps* Pericardialseptum, *m* Membran (Scheidewand), *psin* Pericardialsinus, *vsin* ventraler Sinus, *d* Darm, *n* Bauchmark, *mu* Muskulatur.

Besondere Beachtung verdient das im Thorax horizontal ausgespannte Pericardialseptum. Genaue Untersuchungen zeigten, daß es zweischichtig ist, und daß jede dieser Zellschichten aus abgeplatteten Zellen besteht, deren Zellgrenzen nicht deutlich zu erkennen sind. Auf Flächenpräparaten, die mit saurem Orcein zur Darstellung elastischer Fasern gefärbt waren, zeigte es sich, daß die Außenflächen der 2 Zellschichten (die also nach dem Pericardialsinus und nach dem ventralen Sinus zu gerichtet sind) aus einer Schicht sehr feiner elastischer Fäserchen besteht, die untereinander anastomosieren.

Mit absoluter Sicherheit konnte die bisher unbekannte Tatsache festgestellt werden, daß das zweischichtige Pericardialseptum völlig lückenlos ist. Das hat wiederum zur Folge, daß

die beiden Blutsinus im Thorax, der pericardiale dorsal vom Septum und der ventrale Sinus ventral vom Septum, vollkommen voneinander getrennt sind.

Noch überraschender ist die Tatsache, daß das Pericardialseptum direkt und lückenlos in die Membranen (Scheidewände) der Thoracalextremitäten übergeht. Abb. 5 zeigt einen Teil eines Querschnitts durch das sechste Thoracalsegment. Das Herz (*h*) liegt im Pericardialsinus, der nach unten durch das lückenlose Pericardialseptum (*ps*) abgegrenzt wird. Im ventralen Sinus liegt der Darm (*d*) und das Bauchmark (*n*). Es ist deutlich zu erkennen, daß das Pericardialseptum (*ps*) sich direkt in die Membran (*m*) fortsetzt, die im Basalglied des Beines verläuft. Freilich läßt die Membran auf Querschnitten durch das Segment sich nicht weiter verfolgen, weil sie im proximalen Teil des Basalgliedes eine Drehung um 90° erfährt, so daß sie im distalen Teil des Basalgliedes in der Ebene des Bildes liegen würde. Das ändert nichts an der Tatsache, daß sich das Septum hier wie in allen übrigen Thoracalsegmenten direkt in die Membranen der Beine fortsetzt. Und gerade diese Tatsache erleichtert das Verständnis des lakunären Kreislaufs ungeheuer!

Nun zur Blutzirkulation in den Beinen!

Hier lassen sich die Strömungsrichtungen beim lebenden Tier sehr gut beobachten. Zum Verständnis der Zirkulation in den Brustbeinen muß ich vorausschicken, daß sie ursprünglich 7gliedrig sind, daß aber das Coxalglied in das Segment mit einbezogen wird, so daß das Basalglied (Basis) als das zweite zu betrachten ist. Als Beispiel wähle ich das fünfte Brustbein, dessen distale Glieder zu einem Greiforgan umgebildet sind (Abb. 6). Durch die Extremität spannt sich eine elastische Membran (*m*) aus, die die Seitenwände miteinander verbindet und bis in das 6. Glied verläuft. Diese Membran trennt einen vorderen afferenten (*aff. blk*) und einen hinteren efferenten (*eff. blk*) Blutkanal voneinander. Im vorderen Blutkanal (*aff. blk*) strömt

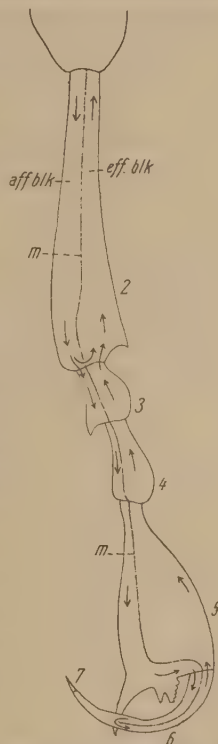


Abb. 6. Blutbewegung im 5. Thoracalbein. *m* Membran, *aff. blk* afferenter Blutkanal, *eff. blk* efferenter Blutkanal, 2—7 Beinglieder.

das Blut im 2. Beinglied mit erheblicher Strömungsgeschwindigkeit abwärts. An der Grenze vom 2. und 3. Beinglied tritt ein Teil des Blutes durch eine Öffnung in der Membran in den hinteren Blutkanal (*eff. blk*), um hier aufwärts zu steigen. Ein anderer Teil des Blutes strömt auch weiterhin im vorderen Blutkanal abwärts, um im sechsten Beinglied in den hinteren Blutkanal zu gelangen und hier aufzusteigen.

Die Blutzirkulation im 6. und 7. Brustbeinpaar erfolgt genau wie im fünften. In den 4 vorderen Beinpaaren sind die vorderen Blutkanäle efferent (abführend), die hinteren afferent (zuführend).

Wenn wir nun die Mechanik des Kreislaufes verstehen wollen, muß die Funktion des Herzens, der Flügelmuskeln und des Pericardialseptum im Zusammenhang betrachtet werden; ferner müssen die Druckveränderungen in den Blutsinus berücksichtigt werden. Hauptsächlich auf Grund von Lebendbeobachtungen, aber auch mikroskopischer Untersuchungen, bin ich zu folgender Auffassung gekommen, die sicher zutreffend ist.

Die Abb. 7 zeigt schematische Querschnitte durch ein Thoracalsegment mit dem zugehörigen Beinpaar. Das Pericardialseptum (*ps*) setzt sich lückenlos in die Membranen der Beine (*m*) fort. Durch das Septum (*ps*) werden zwei Bluträume voneinander gesondert: der Pericardialsinus (*psin*) mit dem Herzen und der Ventralsinus (*vsin*), der den Darmkanal, das Bauchmark und die Geschlechtsorgane beherbergt. Der Ventralsinus (*vsin*) setzt sich in die afferenten Blutkanäle (*aff. blk*) der Beine fort, der Pericardialsinus in die efferenten (*eff. blk*).

Bei einer Systole des Herzens (*h*, Abb. 7a) strömt das Blut in den Kopf und in das Abdomen. Durch die Verkleinerung des Herzens und durch die Art seiner Befestigung an der Rückendecke und am Pericardialsinus wird das Pericardialseptum gehoben. Gleichzeitig werden die im Pericardialseptum gelegenen Flügelmuskeln (*flm*) gedehnt. Das aus dem Herzen in den Kopfabschnitt und in das Abdomen geströmte Blut bewirkt hier eine Druckerhöhung. Da das Pericardialseptum sich bei der Systole hebt, wird der Ventralsinus erweitert, und es entsteht hier ein negativer Druck. Das hat wiederum zur Folge, daß das Blut aus dem Kopf und dem Abdomen in den Ventralsinus des Thorax strömt.

Die Diastole des Herzens (Abb. 7b) erfolgt in erster Linie durch eine Kontraktion der Flügelmuskeln (*flm*). Die Flügelmuskeln stellen einen aktiven diastolischen Apparat dar. Gleichzeitig wird durch die Kontraktion der Flügelmuskeln

das Pericardialseptum (*ps*) gesenkt und der Druck im Ventral-sinus (*vsin*) erhöht. Da der Druck im Pericardialsinus durch seine Erweiterung vermindert wird, entsteht ein Druckgefälle, das das

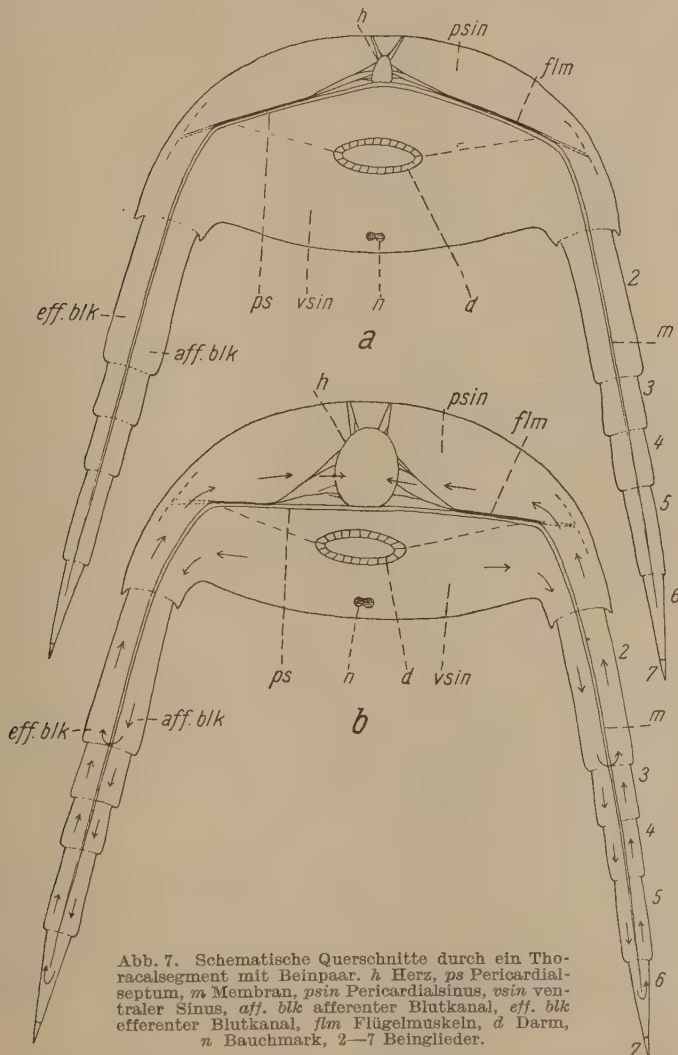


Abb. 7. Schematische Querschnitte durch ein Thoracalsegment mit Beinpaar. *h* Herz, *ps* Pericardialseptum, *m* Membran, *psin* Pericardialsinus, *vsin* ventraler Sinus, *aff. blk* afferenter Blutkanal, *eff. blk* efferenter Blutkanal, *flm* Flügelmuskeln, *d* Darm, *n* Bauchmark, 2—7 Beinglieder.

Blut aus dem Ventral-sinus (*vsin*) in die afferenten (*aff. blk*) Blutkanäle, von hier aus in die efferenten Kanäle (*eff. blk*) und endlich in den Pericardialsinus strömen läßt (Richtung der Pfeile!). Da die Ostien des Herzens während der Diastole geöffnet sind, findet

ein Ansaugen von Blut aus dem Pericardialsinus in das Herz (*h*) statt, und das letztere füllt sich wieder.

Wenn ich auch nur eine knappe Übersicht über einige Ergebnisse meiner Untersuchungen geben konnte, so hoffe ich doch, daß Sie den Eindruck bekommen haben, daß *Phronima* ein außergewöhnlich günstiges, gradezu klassisches Objekt zum Studium des lakunären Kreislaufs darstellt.

21. Herr Prof. HORST WACHS (Stettin):

Paarungsspiele als Artcharaktere, Beobachtungen an Möwen und Seeschwalben.

(Mit 8 Abbildungen.)

Nach dem Ehepaar HEINROTH haben vor allem unsre holländischen Kollegen daran gearbeitet, die so hochinteressanten Paarungsspiele verschiedener Vogelarten in ihren Einzelheiten zu verfolgen¹. Betr. der Paarungssitten kolonial brütender Seevögel berichtete PORTELJE 1928 über seine Beobachtungen an Silbermöwen und TINBERGEN 1931 über die Paarungsbiologie der Flußseeschwalbe; 1932 teilte ein ehemaliger Schüler von mir, ROLF DIRCKSEN, als Veröff. aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel seine vorzüglichen, 1931 auf Norderoog angestellten Beobachtungen mit. Meine eignen Beobachtungen reichen bis ins Jahr 1916 zurück, doch ermöglichte mir erst die Unterstützung durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, zusammenhängende Beobachtungen bei längeren Aufenthalten auf meiner Vogelfreistätte »Langenwerder« bei Wismar anzustellen. Der Notgemeinschaft auch an dieser Stelle zu danken, ist mir angenehme Pflicht.

Das letzte Ziel dieser Arbeiten muß sein, das Verhalten der verschiedenen Arten vergleichend zu betrachten, denn schon jetzt kann ich sagen, daß offenbar zwischen den einzelnen Arten charakteristische Unterschiede bestehen, die biologisch ganz bedeutend wichtiger sind als die morphologischen Unterschiede, die wir bisher notgedrungen allein zur Charakterisierung der ver-

¹ Am 20. VI. 33 wies mich HEINROTH in mündlicher Unterhaltung darauf hin, daß man eigentlich bei Handlungen während der Paarungszeit nicht von »Spielen« sprechen solle, da es den Tieren ja »Ernst« sei. Trotzdem möchte ich den Ausdruck solange beibehalten, bis wir einen besseren finden, zumal man mindestens im Anfang vielfach den Eindruck hat, daß die betreffenden Handlungen aus einem inneren, gleichsam spielerischen Betätigungstrieb heraus und ohne ernsthafte, auf Anpaarung gerichtete Absichten betrieben werden.

schiedenen Arten verwenden mußten. Weiter wird zu verfolgen sein, ob bzw. inwieweit etwa auch innerhalb der gleichen Art an verschiedenen Wohnplätzen besondere »Gepflogenheiten«, »Paarungssitten« bestehen! Gerade bei kolonial brütenden Arten ist diese Möglichkeit gegeben, und zwar um so leichter, als die einzelnen Populationen recht fest an ihren Wohnplätzen festhalten bzw. evtl. in geschlossenen Verbänden ihre Brutplätze wechseln.

Voraussetzung für den Erfolg solcher Arbeiten ist aber, daß derselbe Beobachter die Möglichkeit hat, verschiedene Arten am gleichen Platz und gleiche Arten an verschiedenen Plätzen langdauernd zu beobachten. Notwendig ist, durchaus voraussetzungslos an die Sache heranzugehen, alles »menschliche« so weit nur irgend möglich abzulegen und alles ganz »als Vogel« zu sehen. So war es auch günstig, daß ich PORTIELJES Arbeit erst gegen Ende, TINBERGENS Arbeit erst nach Abschluß der jetzt zu berichtenden eignen Beobachtungen kennen lernte.

Wenn im März und April die Sturmmöwen (*Larus canus* L.) zu ihrem Brutplatz Langenwerder bei Wismar zurückkehren, so sieht man viele von ihnen auf der Wiese, auf der Steindüne, auf den Sandbänken und den Felsblöcken im Wasser schon zu zweit beisammenstehen. Nach langjähriger Übung gewinnt man auch einen Blick dafür, welches von beiden Tieren jeweils, nach Größe und Haltung, das Männchen bzw. das Weibchen ist.

Trotzdem beginnen die ersten »Brutzeithandlungen« durchaus nicht immer innerhalb des Paares. Man sieht vielmehr zum Beispiel eine Gruppe von Möwen beisammen stehen, aus der heraus ein oder mehrere oder schließlich alle Tiere in eigenartiger Haltung herumzulaufen beginnen: mit gegen den Boden hin vorgestrecktem Hals, den Kopf und Schnabel ganz dicht über dem Erdboden haltend, laufen die Tiere gleichsam »suchend« umher, hierhin und dorthin. Hat eine Möwe in dieser Weise das Spiel begonnen, so machen es eine oder mehrere in der Nähe stehende Möwen bald ebenso; es gewährt dann einen höchst eigenartigen Eindruck, auf einem kleinen Fleck eine ganze Anzahl Sturmmöwen in dieser eigenartigen Haltung umherlaufen zu sehen.

Inzwischen hat schon das eine oder andere Tier »gefunden«, was es scheinbar suchte: einen irgendwie geeigneten Platz. Nun bleibt die Möwe stehen, um sich niederzulassen, und zwar in einer charakteristischen und von dem sonst Üblichen durchaus abweichenden Art und Weise: das Tier senkt sich mit dem Vorderteil zu Boden, so daß zuerst Brust und Hals den Boden berühren.

Auch während des Sitzens kann diese schräge Stellung erhalten bleiben: Vorderteil zur Erde, Hinterteil nach oben gerichtet. In gleicher Stellung lassen sich die Tiere oftmals später aufs Nest nieder, wenn es Eier enthält!

Entgegen allem Erwarten verweilt nun aber das Tier nicht oder nur ganz selten in dieser Haltung längere Zeit am »scheinbar geeigneten Platze«; es erhebt sich vielmehr schon nach kurzer Zeit wieder, um von neuem zu »suchen« und an anderer Stelle zu »finden«. Dabei wird bald hier, bald da mit ganz schnellen Kopf-



Langenwerder, Sommer 1929.

Abb. 1. Eine Sturmmöwe läßt sich auf ihr Nest mit Ei nieder in derselben Haltung, wie sie die Tiere bei der Wahl des Nistplatzes einnehmen: Brust und Schnabel nach unten, Hinterkörper nach oben gerichtet.

bewegungen gleichsam »in den Boden gepickt«. Beobachtet man mit genügend starken Gläsern (Standglas mit 12-, 24- und 42-facher Vergrößerung), so sieht man deutlich, daß der Schnabel den Boden nur selten berührt.

Dieses »Pickern« wird, ebenso wie das »Suchen«, mit großem Eifer betrieben.

Wie steht es nun hierbei mit der gegenseitigen Anteilnahme der Tiere aneinander? Diese zeigt und verbirgt sich in sehr eigenartiger Weise. Sie zeigt sich die meiste Zeit nur darin, daß die Gruppe der betr. Tiere beisammen bleibt, oftmals dicht zusammenhaltend, aber sie verbirgt sich insofern, als das eine Tier das andre scheinbar meist kaum beachtet. Gelegentlich entfernt sich auch eines der »suchenden« Tiere bis auf etwa 10 m, setzt sich dort allein nieder, steht wieder auf, »pickert« und betreibt in dieser Weise sein Spiel allein und ohne sich um das Vorhandensein der übrigen zu bekümmern. Dann kann es allerdings geschehen, daß eine andere Sturmmöwe aus der Gruppe der »Pickspieler« zu diesem Einzelgänger hinläuft und nun beginnen beide gewöhnlich sofort ein »Gesellschaftspicken«.

Dies »Gesellschaftspicken« bildet nach dem Suchen und Sichsetzen die zweite Phase des Spieles. Zwei oder drei Sturmmöwen

stehen, die Köpfe ganz nahe beieinander, und pickern sekundenlang mit höchster Schnelligkeit.

Hierauf kann dann ein »Gesellschaftsrufen« folgen: mehrere, zumeist mindestens drei Tiere werfen den Kopf nach hinten und stoßen mit weit offenem Schnabel ihre lauten »Erregtrufe« aus².

Bei langandauernder Beobachtung wird als Sinn all dieser Handlungen deutlich: Wahl eines Nistplatzes. Und zwar scheint es durchaus das Männchen zu sein, das dem Weibchen den Nistplatz vorschlägt. An einer Reihe von Bildern konnte ich zeigen, wie in einem bestimmten Falle zwei Männchen, deren jedes ein eigenes Weibchen hatte, den gleichen

Brutplatz» vorschlugen«. Hierbei stand das ♀ des ♂ A meist ohne wesentliche Anteilnahme abseits, während ♂ B und sein ♀ C dicht zusammenhielten. Zu wiederholten Malen schlug nun ♂ B einen anderen Brutplatz



Langenwerder, 3. Mai 1932.

Abb. 2. Drei Sturmmöwen, zwei Männchen, ein Weibchen, »pickern«. Dahinter ein unbeteiligtes Paar.

vor, einige Meter entfernt. Dann lief sein ♀ C entweder sogleich dorthin, oder aber es stand unentschlossen zwischen beiden Plätzen. Waren die drei Tiere am gleichen Platz, so kam es zu wiederholten Malen zu schweren Kämpfen zwischen den beiden Männchen, unter lebhaftem Schreien des bzw. der zugehörigen Weibchen, während ein unbeteiligtes Paar still und teilnahmslos in der Nähe stand.

Nach dem »Suchen« und »Pickern« kommt als dritte Phase der Paarbildung das »Betteln« der Weibchen. Während die eine Möwe stillsteht oder mit hochoberhobenem Kopf langsam vorwärts geht, läuft der Partner in geduckter Haltung in kleinen Halbkreisen vor ihr hin und her, Bettellaute ausstoßend. Das bettelnde Tier ist das ♀. Bei aller Variationsmöglichkeit in den Einzelheiten erinnern Tun und Haltung deutlich an ein bettelndes Jungtier.

² Vgl. die Abbildung »Alarm«, im Brehmbuch Bd. 12, »An Deutschen Meeren«, S. 8.

Oftmals ist der Erfolg entsprechend: das ♂, dem immer wieder der Weg vertreten wird, würgt Nahrung hoch und speit sie dem Weibchen vor, das sie wie ein Jungtier verschlingt.

In anderen Fällen entschließt sich das ♂, das bettelnde ♀ zu treten, das nun aber zumeist durchaus nicht willfährig ist, sondern das ♂ in die Brustfedern zu beißen sucht³.

Wesentlich vielseitiger sind die Paarungsspiele der Seeschwalben, von denen ich viele wesentliche Vorgänge bei der Küstenseeschwalbe (*Sterna paradisaea* Brünn.) in photographischen Serien festhalten bzw. im Lichtbild zeigen konnte. Hier ist das »Füttern« der Partner zum Wichtigsten geworden! Eine erste diesbezügliche Beobachtung machte ich am 23. Mai 1924 am Müritzsee bei Waren (vgl. WACHS 1924, S. 19/20): Eine alte Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo* L.) trug ihrem Partner, der ruhig auf einem Seezeichen wartete, ununterbrochen neue Beute zu. Später beobachtete ich einmal auf Langenwerder, wie eine Zwergseeschwalbe (*St. albirostris* Pall.) auf einer Sandbank mit einem Fischchen im Schnabel umherlief, das Fischchen anderen sitzenden Zwergseeschwalben anbot, dann eines der Tiere, das Fischchen im Schnabel behaltend, trat und währenddessen sein »Hochzeitsgeschenk« selbst hinunterschlang.

Diesen Fall des Selbstverzehens habe ich seither niemals wieder beobachtet, obgleich ich inzwischen schon weit mehr als 100mal Zeuge vom Verschlingen eines Beutetieres durch Seeschwalben zur Paarungszeit gewesen bin!

Die erste Phase in den Paarungsspielen der Seeschwalben bilden die »Fischflüge«, bei denen ein Fischchen (oder andere kleine Beute) im Fluge von Schnabel zu Schnabel geht. Eine Festlegung im Bilde war bisher nicht möglich. Um so öfter gelang es mir, das »Füttern« der Seeschwalben und alle ihre Balzstellungen zu ebener Erde sowohl im Nistgebiet als draußen auf der Sandbank zu beobachten und im Bilde festzuhalten.

Unsere Küstenseeschwalben erscheinen gegen Mitte April bei Langenwerder. In Gesellschaften von etwa 10–40 Stück sitzen sie ruhig auf der Sandbank, gegen den Wind gerichtet — da beginnt plötzlich ein Tier und oftmals sofort ein zweites und drittes, mit hochgerecktem Hals und schief gehaltenem Köpfchen umherzulaufen. Gleich danach werden die Flügel vom Körper abgespreizt und die langen Schwanzfedern des zierlichen Gabelschwanzes steil aufgerichtet, sich von rechts nach links über-

³ Vgl. die Abb. Brehmbuch Bd. 12, S. 9.

kreuzend. Oder die Seeschwalbe läuft mit vornübergeneigtem Körper, mit der Brust fast den Boden berührend, schnell vorwärts.

Nach solchen Balzstellungen fliegt der betr. Partner oftmals ab, und danach beginnt das »Füttern zu ebener Erde«. Mit einer Garnele, einem kleinen Aal, einem Stichling oder anderen Fischchen im Schnabel zurückkehrend, läuft der betr. Partner in gespreizter Haltung umher. Entweder bietet er dem in bettelnder Haltung auf der Sandbank oder im Nistrevier wartenden Partner sogleich die Beute an und übergibt sie, oder er hält sie wiederholt hin, immer wieder zurückziehend.

Bei baldiger Übergabe wird die Beute angenommen, aber fast niemals sofort verschlungen. Das gefütterte Tier sitzt vielmehr mit weit offenem, vollgestopftem Schnabel da; handelt es sich, wie hier überwiegend, um Stichlinge, so ragen die weit



Langenwerder, 23. April 1932.

Abb. 3. Küstenseeschwalbe bringt dem Ehepartner einen kleinen Aal; im schwarzen Käppi des Tieres sitzt ein weißes Federchen.

abgestellten Seitenstachel rechts und links über die Mundwinkel der Seeschwalbe heraus. Immer geht der Kopf des Fischchens voran, aber es kann lange dauern, bis die Beute endlich verschlungen ist. Nicht selten kommt der fütternde Partner schon früher mit einer neuen Beute wieder; der Eifer des Fütterns ist so groß, daß das gefütterte Tier (in dieser Zeit vermutlich das Weibchen!) in diesen Tagen unvorstellbare Mengen, verglichen am geringen Körpergewicht, verzehrt — biologisch selbstredend von größtem Vorteil für die Bildung der verhältnismäßig sehr großen Eier!

Wird das Fischchen nicht alsbald übergeben, so ändert sich plötzlich das Bild: das vorher bettelnde Tier nimmt plötzlich selbst eine etwa gleiche Balzstellung ein wie das fütternde und läuft nun wie ehemals jenes mit hängenden Flügeln und steil aufgerecktem Schwänzchen umher! Gegebenenfalls fliegen dann beide Tiere ab.

Auch die Paarung der Küstenseeschwalben konnte ich in mehreren photographischen Serien zeigen, auf den Sandbänken

und im Brutgebiet aufgenommen. Nachdem das ♂ das ♀ in mannigfacher Weise umworben hat, springt es dem ♀ auf den Rücken. Entgegen allen Erwartungen kann das Pärchen lange in dieser Weise sitsitzen, bis das ♂ in wiederholten, anfangs vergeblichen Versuchen die Paarung auszuführen sich bemüht. Nach meinen Beobachtungen ist bei *St. paradisaea* hierbei durchaus das ♂ der aktive Teil, während nach TINBERGENS Darstellung bei *St. hirundo* das ♀ oftmals das ♂ stimulieren muß, von dem »es scheint, als hätte es vergessen, was es machen sollte« (S. 10). Hierin und auch in



Langenwerder, 23. April 1932.

Abb. 4. Ein Pärchen der Küstenseeschwalbe
in vollster Balz.

in anderen Einheiten verhalten sich *St. paradisaea* und *Sterna hirundo* offenbar typisch verschieden.

Eine andere Serie von Balzhandlungen gruppiert sich bei den Seeschwalben um die Nistplatzwahl im engeren Sinne u. das »Muldescharren«.

Auf Langenwerder kommen fünf Stellen als Nistgebiet von *St. paradisaea* in Betracht, während *St. hirundo* hier nur ein Nistgebiet hat. Hier sei erwähnt, daß *St. hirundo* auf Langenwerder länger als 15 Jahre (aus der Zeit vor 1914 bis 1929) an bestimmtem Platz im NO der Insel, innerhalb der Düne, wohnte, dann aber i. J. 1929 in geschlossener Kolonie umzog, vom einen Ende der Insel zum anderen, und im SW ein neues Nistgebiet in einer grasbewachsenen Mulde wählte. An diesem Platz haben die Tiere seither festgehalten, etwa 20 bis 30 Paare an Zahl.

Während also das Nistgebiet sehr bald von dem betr. Paare erwähnt ist, vermutlich das gleiche in verschiedenen Jahren, spielen sich bei der Herstellung der eigentlichen Nestmulde die erregtesten Balzhandlungen ab. Da hierbei beide Partner in höchster Erregung die mannigfaltigsten Balzstellungen einnehmen und Paarungen dabei kaum vorkommen, ist Männchen und Weibchen höchstens dann anzusprechen, wenn eines der Tiere besondere Merkmale hat, etwa eine beschädigte Schwanzfeder oder ein

weißes Federchen im schwarzen Käppi oder einen Fußring; 1931 und 1932 beobachtete ich hier eine solche, vielleicht ehemals von mir selbst beringte Seeschwalbe.

Wenn die Seeschwalben im höchsten Zustand der Erregung Nestmulden ausscharren, allenthalben und immer von neuem hier und da und dort Spielnester anlegend, schiebt sich das Tier mit vorgestreckter Brust in den Sand, und die winzigen Füßchen scharren unablässig den Sand heraus, ihn weit nach hinten fortschleudernd. Gleichzeitig werden die Flügel gespreizt und das



Langenwerder, 25. April 1932.

Abb. 5. Ein Pärchen der Küstenseeschwalbe beim »Muldescharren«; bei dem gerade scharrenden Tiere ist die Überkreuzung der Schwanzfederchen deutlich.

Schwänzchen mit überkreuzten Federn steil aufgestellt. Während der eine Partner so arbeitet, läuft der andre in dauernd wechselnden Balzstellungen umher, ein Schauspiel von höchster, immer wechselnder Anmut! Hier würden uns Zeitlupenaufnahmen wertvolle Aufschlüsse geben! Alle meine Bildserien konnten nur eine schwache Vorstellung vermitteln, zumal all diese Handlungen von ganz spezifischen Lautäußerungen begleitet werden. Nach einiger Übung vermag man auf Grund dieser Laute genau zu sagen, was die Tiere jeweils tun. Erwähnt sei hiervon nur, daß die Ehepartner einander mit einem Tone locken, auf den hin ich später am Nest die jungen Tiere zu den Alten herankommen sah. Es wird also hier zur Anlockung des Geschlechtspartners ein Ton benutzt, auf den hin die Tiere schon in ihrer Jugend zu »kommen« gewohnt sind! Es liegt auf der Hand, daß z. B. nur dieser eine Ton bei verschiedenen Arten oder verschiedenen Populationen



Abb. 6.

Langenwerder, 5. Juni 1932.



Abb. 7.

Langenwerder, 5. Juni 1932.

der gleichen Art ein wenig abgeändert sein braucht, um über »Verstehen« oder »Mißverstehen« zu entscheiden.

Zusammenfassend kann schon jetzt gesagt werden, daß die einzelnen Arten, z. B. Silbermöwe und Sturmmöwe, Fluß- und Küstenseeschwalbe jeweils in ganz spezifischer Weise aufeinander »eingespielt« sind. Unsere Beobachtungen über die Konstanz, mit der bestimmte Populationen an bestimmten Brutplätzen und da wieder an bestimmten Nistgebieten im engeren Sinne festhalten,



Abb. 8.

Langenwerder, 5. Juni 1932.

Abb. 6-8. Drei Bilder aus einer Serie der Paarung, Küstenseeschwalbe. — Abb. 6. Männchen und Weibchen unmittelbar vor dem Aufspringen des Männchens; im Hintergrunde ein auf dem Nest brütendes Tier. — Abb. 7: Das Männchen versucht vergebens zu paaren und wird vom Weibchen abgewiesen. — Abb. 8. Das Weibchen ist inzwischen mit dem Männchen auf dem Rücken an einen anderen Platz gelaufen. Jetzt erfolgt die Paarung.

legt die Vermutung nahe, daß innerhalb solcher Populationen ein enger Zusammenhalt besteht.

Damit ist dann aber die Grundlage dafür gegeben, daß schon eine geringe Änderung der »Paarungsgepflogenheiten« bei getrennt wohnenden Populationen zu einer »Entfremdung« führen kann.

Bei Küsten- und Flußseeschwalbe ist betr. der Artbildung doch mit größter Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß *St. hirundo* als Art aus *St. paradisaea* hervorgegangen ist, auf Grund räumlicher Trennung, Abwanderung ins Binnenland. Jetzt aber treffen beide Arten wieder an den gleichen Brutplätzen entlang der Küste zusammen. Trotzdem findet keine Rückkreuzung statt, offenbar behindert auch durch unterschiedlich gewordene Paarungsgepflogenheiten. Es mag gern sein, daß diese beiden Arten dem Menschen unverhältnismäßig »ähnlicher« erscheinen als den Tieren selbst, denn sie sind tatsächlich in sehr zahlreichen, z. T. auch für unser Auge und Ohr nach einiger Übung leicht erkennbaren Merk-

malen wesentlich verschieden. Unsre Aufgabe ist es, zu prüfen, durch Beobachtung und tunlichst auch durch Experiment, ob wir nun auch an morphologisch gleichen Stücken verschiedener Brutplätze (die wir dann ja bisher systematisch als »gleiche Art« zusammenfassen) ethologische Unterschiede feststellen können!

Hier ist einmal die Möglichkeit gegeben, von der morphologischen Abgrenzung der »Art« und »Rasse« zur biologischen Abgrenzung zu kommen! Hier können wir evtl. Rassenbildung in ihren ersten Anfängen verfolgen, Rassenbildung vor dem Auftreten morphologischer Differenzen. Denn die räumliche Trennung der an verschiedenen Brutplätzen wohnenden Populationen würde in diesem Falle als erstes nicht eine Abänderung körperlicher Merkmale zu veranlassen brauchen, sondern der erste Schritt zur Rassenbildung läge hier im Verhalten, es käme nur darauf an, dies Verhalten genauestens zu kennen! Trifft unsre Annahme zu, so rückt auch die Bedeutung solcher Brutgemeinschaften, wie wir sie ja gerade bei zahlreichen Vogelarten haben, in ein vollkommen neues Licht!

Bedenken wir nun, daß gerade bei der »Paarbildung« bis hinauf zum Menschen normalerweise nicht der hemmende Verstand, sondern das gesunde, naturgegebene Gefühl entscheidend ist bzw. entscheidend sein soll, so gewinnen diese Erkenntnisse eine weittragende Bedeutung. Denn sie besagen, auf die menschliche Gesellschaft angewandt, daß auch hier die Zusammengehörigkeit einer Population, eben einer bestimmten Rasse, von der Natur aus in erster Linie dadurch gesichert wird, daß »zugehörige« Individuen einander durch ihnen naturgemäßes, jeweils ihnen zuzagendes Verhalten finden: der gesund veranlagte Mensch wählt ohne Überlegung und Verstand den »rassig richtigen Gatten«. So führen uns diese Beobachtungen zu Überlegungen, die uns die Allgültigkeit natürlicher Gesetze klar vor Augen stellen.

Schriften:

1. DIRCKSEN, ROLF (1932), Die Biologie des Austernfischers, der Brandseeschwalbe und der Küstenseeschwalbe nach Beobachtungen und Untersuchungen auf Norderoog. Journ. f. Ornith. **53**, 427–521. 1932.
2. PORTIELJE, A. F. J. (1928), Zur Ethologie bzw. Psychologie der Silbermöwe, *Larus argentatus argentatus* Pont. »Ardea«, **17**, 112–149.
3. TINBERGEN, N. (1931), Zur Paarungsbiologie der Flußseeschwalbe (*Sterna hirundo hirundo* L.). »Ardea«, **20**, 1–18.
4. WACHS, HORST (1924), Beiträge zur Ornithologie Mecklenburgs. Arch. Meckl. Naturforscher **1**, Heft 2, S. 3–37.
5. WACHS, HORST (1931), An Deutschen Meeren. Brehm-Buch, Bd. 12. Brehm-Verlag Berlin.

22. Herr Dr. H. GRAUPNER (Leipzig):

Ueber die Entstehung des schwarzen Farbstoffes in der Fischhaut.

(Mit 4 Abbildungen.)

Die Entstehung und der Abbau der schwarzen Farbstoffe, des Melanins und des Abnutzungspigmentes, ist ebenso wie die Entstehung der gelben Farbstoffe ein nur zum Teil gelöstes Problem. In der Medizin, in der Histologie und in der physiologischen Chemie versuchte man den Fragen näherzutreten, ohne jedoch große Erfolge erzielt zu haben. Das liegt zum Teil an der Unkenntnis der chemischen Zusammensetzung des Melanins, zum Teil daran, daß der Begriff Melanin ein Sammelname für eine Reihe von chemisch sehr nahe verwandten Farbstoffen ist, die sich durch gemeinsame Grundeigenschaften auszeichnen, und ferner an der großen Schwierigkeit, die ungefärbten Vorstufen des Melanins sichtbar zu machen. Die Bedeutung dieser Probleme geht über das Gebiet der Cytologie oder Histophysiologie hinaus. Denn eine Reihe pathologischer Prozesse, so z. B. Morbus Addisoni, manche Carcinome und Sarkome zeichnen sich durch reiche Melaninbildung aus. Da nach unseren bisherigen Kenntnissen die Melaninbildung als ein Stoffwechselprozeß der Zelle anzusehen ist, so scheint bei den pathologischen Entstehungsweisen des Melanins der Zellstoffwechsel in bestimmter Weise gestört zu sein. Die Kenntnis dieses Stoffwechselprozesses, also die Lösung der Frage nach der Melanogenese setzt voraus die Erforschung der histologischen Vorgänge, der chemischen Zusammensetzung des schwarzen Farbstoffes, eine klarere Trennung der verschiedenen Formen des Melanins, und die Kenntnis des Zusammenhangs der Melanogenese mit den übrigen Stoffwechselvorgängen der Zelle und des Körpers.

Ich habe versucht, diese Fragen von den verschiedenen Seiten her und an verschiedenen Objekten in Angriff zu nehmen. Die chemische Konstitution des Melanins wird augenblicklich am Sepiafarbstoff und an melanotischen Lymphknoten des Schimmels untersucht¹. Über die Ergebnisse kann ich noch nichts Definitives mitteilen. Die histologischen Vorgänge der Bildung und des Abbaus von Melanin wurden an melanotischen Lymphknoten von Schimmeln und an der Haut des Goldfisches nachgeprüft. Daß ich den Goldfisch als Objekt gewählt habe, hat

¹ Der chemische Teil dieser Arbeit wird von Herrn Priv.-Doz. Dr. A. WEISSBERGER (Chemisches Laboratorium, Leipzig) bearbeitet.

verschiedene Gründe. Da mich gleichzeitig noch die Entstehung des gelben Farbstoffes beschäftigt, habe ich die allgemeine Histologie der Goldfischhaut genau untersucht, um so eine exakte Grundlage für weitere Arbeiten an beiden Problemen zu haben. Ferner ist der Goldfisch für solche Untersuchungen sehr geeignet, weil beim Übergang vom braunen Jugendkleid zur endgültigen Goldfärbung ein natürlicher Abbau des Pigmentes stattfindet, dessen Zusammenhang mit der Geschlechtsreife Gegenstand einer späteren Untersuchung sein soll. An schwarzgefleckten Goldfischen kann die normale Lagerung und gegebenenfalls die Bildung des Pigmentes untersucht werden. Aber der Goldfisch kann auch weitgehend auf experimentellem Wege geschwärzt werden, wie es bereits KEN-ICHI FUKUI, SMITH und OSTERHAGE gezeigt haben. Durch Schädigungen mechanischer oder chemischer Art ist es möglich, bei Goldfischen eine rußartige Färbung der Haut zu erzeugen, die einige Zeit bestehen bleibt und dann wieder verschwindet.

Angeregt durch Herrn Prof. GRIMPE, der mich darauf aufmerksam machte, daß in den Aquarien des Leipziger Zoologischen Gartens sich Goldfische beim Aufenthalt in verdünntem Meerwasser dunkel färbten, begann ich, diese Frage systematisch zu untersuchen. Dies geschah unabhängig von KEN-ICHI-FUKUI, dessen Arbeit mir erst später zu Gesicht kam. Ich setzte dem Süßwasser, in dem sich die Fische befanden, jede Woche $\frac{1}{5}$ der Gesamtmenge Seewasser von 3,2% Salzgehalt zu. Nach genau 30 Tagen trat dann plötzlich, innerhalb von 24 Stunden, bei einer Konzentration von etwa 1,5%, eine deutliche Schwärzung der Haut ein, und diese Verfärbung verstärkte sich noch etwas in den nächsten Tagen. Setzte ich alle 2 Tage $\frac{1}{10}$ der Wassermenge in Seewasser zu, so zeigte sich Schwärzung nach 16 Tagen, also bei der gleichen Konzentration von 1,5% wie bei dem 30 Tage währenden Versuch. Verlängert man die Abstände und gibt nur alle 14 Tage oder 3 Wochen $\frac{1}{5}$ bis $\frac{1}{10}$ Seewasser zu der Süßwassermenge, so tritt keine Schwärzung ein. Schnelles Steigern der Konzentration wurde ebenfalls versucht, führte aber zu starken Schädigungen der Tiere. Die Fische fingen an zu taumeln, verloren ihre Gleichgewichtslage und starben. Ersetzte ich nun das Seewasser durch eine Kochsalzlösung, so erhielt ich ebenfalls in 2–4 Wochen bei einer Konzentration von 1,2–1,5% eine Schwärzung. Auch sonst gilt für die Kochsalz-Versuche das gleiche, was über die mit Seewasser behandelten Tiere gesagt wurde: bei ganz langsamem

Ansteigen der Salzkonzentration blieben sie farblos, wurden sie sofort in starke, etwa 1–1,5%ige Kochsalzlösung gebracht, so traten Schädigungen auf. Nach den Erfahrungen, die andere Autoren mit ähnlichen Versuchen gemacht hatten, schien es ziemlich klar, daß es sich hier um ein Wundmelanin oder um ein Abnutzungspigment handeln mußte. Auf die durch die Salzlösung eingetretene direkte Schädigung der Haut oder auf indirekt dabei hervorgerufene Störungen des Stoffwechsels reagierte das Tier mit dieser Pigmentbildung.

Diese nicht gerade auffallend neuen Tatsachen wurden nun histologisch und histochemisch geprüft und mit den Ergebnissen verglichen, die wir bei dem an schwarzgefleckten Goldfischen vorhandenen, also nicht künstlich erzeugten Melanin fanden. Die Ergebnisse dieser Prüfungen² waren folgende:

Die unter natürlichen Umständen vorhandenen Melanophoren von schwarzgefleckten Goldfischen liegen immer in ziemlich regelmäßigen

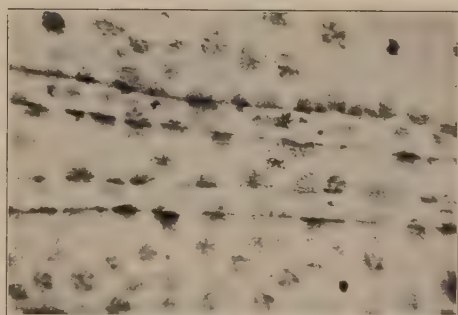


Abb. 1. Schwarzgefleckter Goldfisch: Melanophoren der Schwanzflosse nach H_2O_2 -Bleichung mit Neutralrot gefärbt.
Vergr. 50 fach.

Abständen voneinander entfernt und zeigen eine Form, wie sie oft von Pigmentzellen der Fischhaut beschrieben wurde, d. h., die Peripherie der radiär-strahligen Zelle im Flächenpräparat stellt ungefähr einen Kreis dar. Syncytiale Verbände finden sich sehr selten. Auffallend ist der Kern. Er zeigt sich als helle, sehr große Blase mit 1 oder 2 oxychromatischen Nucleolen von beträchtlichem Umfang. Oft findet man an der Außenseite der Kernmembran Pigmentkörnchen, so daß man den Eindruck gewinnt, als ob hier eine Flüssigkeit durch die Kernwand tropfig hindurchgetreten sei. Ein heller Hof, der sich gelegentlich um den Kern findet, ist vielleicht als Kunstprodukt anzusehen. Diese Frage wäre noch durch Lebendbeobachtungen zu klären. Auffallend ist die Färbbarkeit der Pigmentkörnchen in Haematoxylin, in dem sie einen blauen Farbton annehmen. Diese Baso-

² Für die wertvolle Unterstützung bei der Untersuchung der Histologie der Melanophoren danke ich Fräulein Dr. ILSE FISCHER herzlich.

phie des Pigments erkennt man am deutlichsten bei Färbungen mit Neutralrot und Nilblausulfat, nachdem das Melanin in Wasserstoffsuperoxyd gebleicht wurde. Bei Beobachtungen der Zellen

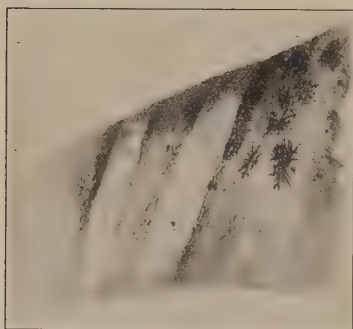


Abb. 2. Geschwärzter Goldfisch: Melanophoren der Schwanzflosse nach H_2O_2 -Bleichung mit Neutralrot gefärbt. Vergr. 50 fach.

mit starken Immersionen kann man feststellen, daß der Farbstoff wirklich in den Pigmentkörnchen gespeichert ist. Mit Sudan III lassen sich die Zellen überhaupt nicht tingieren, sie enthalten also keine fettigen Einschlüsse. Die Reaktion mit Dopa, mit dem von BLOCH als Muttersubstanz des Melanins angesehenen Stoff, war positiv an geschwärzten, negativ an rein goldenen Stellen. Bei dem positiven Ausfall der Reaktion zeigten sich in den Zellen

sehr feine Granula, die viel kleiner als die normalen Pigmentkörnchen waren. Ob es sich dabei um Pigmentvorstufen handelt, sei dahingestellt. Erwiesen ist hiermit lediglich die Fähigkeit des Plasmas dieser Zellen, die (noch hypothetische!) Muttersubstanz des Melanins zu oxydieren. Es scheint also im Corium in bestimmten Zellen eine Umstimmung des Stoffwechsels in dieser Richtung stattgefunden zu haben. Denn es finden sich in der Goldfischhaut ähnliche ungefärbte Zellen wie die Melanoblasten, nur mit etwas kleinerem Kern und kleinerem Nucleolus. Mitosen wurden nicht beobachtet.

Vergleichen wir nun hiermit die Zellen in der Haut geschwärzter Gold-

fische: Sie zeigen andere, viel unregelmäßigere verzweigte Form und neigen viel mehr dazu, syncytiale Verbände zu bilden, wie es ja auch OSTERHAGE schon beobachtet hat. Der Kern ist wiederum sehr groß, enthält ein weit-

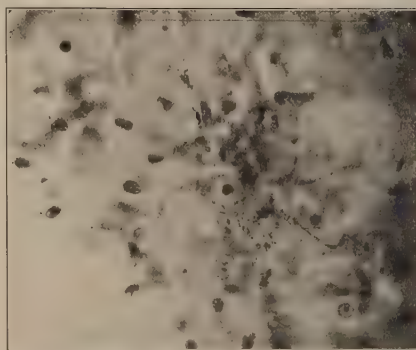


Abb. 3. Flachschnitt der Kopfdecke eines geschwärzten Goldfisches (Hämalaun-Alizarinrot). Melanophore mit Kern. Man beachte den großen Nucleolus. Rechts unten liegen einige sich vergrößende Kerne, die offensichtlich entstehenden Melanophoren angehören. Vergr. 50 fach.

maschiges Gerüstwerk und meist zwei große oxychromatische Nucleolen. Die Außenseite der Kernmembran ist dicht mit Pigmentkörnern besetzt. Ein Unterschied in der Größe und Form der Pigmentkörner läßt sich den natürlichen Melanophoren gegenüber nicht feststellen. Sie zeigen auch dieselbe Affinität zu Nilblausulfat und Neutralrot nach vorhergehender Bleichung, reduzieren keine Silbernitratlösung und färben sich nicht mit Sudan III. Bei der beginnenden Degeneration, die ich vorhin erwähnte, verklumpen die Pigmentkörnerchen, und in der Umgebung der Melanophoren treten rundkernige Wanderzellen auf, welche die Pigmentkörnerchen der zerfallenden Farbstoffträger durch Phagocytose aufnehmen. In den lymphatischen Wanderzellen wird das Pigment klumpig zusammengeballt. Diese mit Pigment beladenen Zellen bewegen sich in den Interzellularen vorwärts, sie dringen in die Epidermis ein und erreichen sogar die Oberfläche der Haut. Man könnte denken, daß so die pigmentbeladenen Zellen zusammen mit anderen Elementen der Epidermis abgestoßen werden. Da die Form des Pigmentabtransportes unbekannt ist, hat diese Frage natürlich besonderes Interesse. In Blutgefäßen und Lymphbahnen wurden keine Ansammlungen von pigmentbeladenen Lymphzellen gefunden. Auch hierüber sollen weitere Untersuchungen noch Auskunft geben.

Die Dopareaktion war bei Zellen, die sich zu schwärzen begannen, positiv, negativ dagegen bei Zellen, die bereits in vollem Umfange geschwärzt waren und bei denen das Pigment degenerierte. Das ist eine mit unseren bisherigen Erfahrungen übereinstimmende Tatsache.

Es findet sich beim Goldfisch nicht nur im Corium, sondern auch in den indifferenten Epidermiszellen Pigment, dessen Körnerchen ein beinahe grobscholliges Aussehen haben können und heller als die in den Melanophoren des Corium sind. Der Kern scheint auch hier eine wichtige Rolle bei der Melaninbildung zu spielen, denn die ersten Melaninkörnerchen liegen immer dicht an

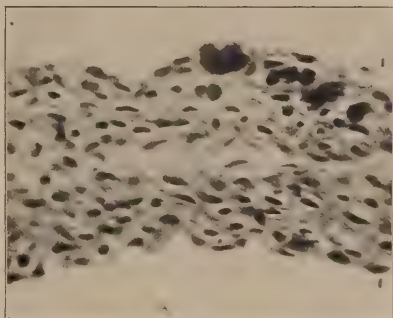


Abb. 4. Geschwärzter Goldfisch: Querschnitt durch die Schwanzflosse. Die Melanophoren sind degeneriert, das Pigment ist von (lymphatischen?) Rundzellen aufgenommen worden, die besonders zahlreich an der Oberfläche der Epidermis anzutreffen sind. Vergr. 220 fach.

der Kernmembran. Diese Tatsachen deuten darauf hin, daß vom Kern abgegebene Stoffe bei der Pigmentbildung beteiligt sind. Aber der Zusammenhang zwischen Kern und Pigment läßt sich nicht näher morphologisch erfassen. Im Kern selbst kommen nie Pigmentkörnchen vor, und es läßt sich auch an diesen Epidermiszellen keine Chromatinverminderung bei der Pigmentbildung erkennen. Derartige Befunde von Pigmentbildung im Kern und von Chromatinverminderung während der Melanogenese wurden ja von JELIASKOWA-PASPALEWA an Zellen des Tapetum nigrum von Schaf- und Huhn-Embryonen und von Kröte und Frosch beschrieben. Ebenso wurden bisher direkte Beziehungen zwischen Nucleolus und Pigmentkörnchen, wie sie GODA an Amphibien schilderte, nicht gefunden.

Das Pigment der Epidermis tritt immer nur vereinzelt auf, vermutlich infolge pathologischer Prozesse. Die Zellen behalten das Pigment, bis sie an die Oberfläche gelangt sind und abgerieben werden. Es wurde jedenfalls kein Zerfall der Zellen und keine Ansammlung lymphatischer Elemente in der Umgebung beobachtet.

Trotz der Verschiedenartigkeit der Pigmentträger und des Pigmentes in der Fischhaut, und obgleich nach Entstehung und nach Form der Melanophoren die einen Abnutzungspigmente, die anderen echte Melanine sein müßten, ließ sich also mit den gebräuchlichen histochemischen Methoden keine Trennung deutlich machen. Diese histochemischen Prüfungen sind wohl auch nicht dazu angetan, eine solche Scheidung zu ermöglichen. Denn meist muß der Färbung eine Bleichung mit Wasserstoffsuperoxyd vorangehen. Dabei werden die vorhandenen Melanine chemisch so tiefgreifend verändert, daß eine nachfolgende Prüfung mit einem Farbstoff keine wirklichen Rückschlüsse auf das zerstörte Pigment mehr zuläßt. Auch die als Unterscheidungsmerkmal herangezogene Prüfung auf den Fettgehalt der Grundsubstanz, in der das Melanin gelegen ist, hat sicherlich sekundäre Bedeutung und ist wahrscheinlich nur für die Entscheidung der Frage von Wichtigkeit, ob es sich um pathologisch oder physiologisch entstandene Pigmente handelt. Eine Herkunft aus Fettstoffen, an die man verschiedentlich geglaubt hatte, ist wegen des Stickstoffgehaltes des Melanins nicht möglich.

Unsere bisherigen Kenntnisse über die Pigmentgenese lassen trotz aller in der Literatur oft übertrieben hervorgehobenen Verschiedenheiten ein Gemeinsames erkennen. Melanin tritt immer

in Zellen auf, die deutlich einen erhöhten Stoffwechsel zeigen. Schon die vorhin wiederholt hervorgehobenen Tatsachen, daß die Kerne der Chromatophoren eine Größenzunahme, eine sehr feine Verteilung des Chromatins und eine bedeutende Vermehrung der Nucleolarsubstanz zeigen, weisen auf eine Erhöhung des Zellstoffwechsels hin. So sind die schwarzen Pigmente nach unseren Kenntnissen in allen Fällen als Endprodukte eines erhöhten Zellstoffwechsels anzusehen, der entweder auf natürlichen Bedingungen oder auf direkten und indirekten Störungen des Normalzustandes der Zelle beruht. Damit stimmt auch überein, daß es sich bei den Melaninen offensichtlich um hochmolekulare Körper handelt. Zwischen der Entstehungsart der echten Melanine und der Abnutzungspigmente scheint also kein prinzipieller Unterschied zu bestehen.

Mit dieser Arbeitshypothese soll nun weiterhin versucht werden, die schwebenden Fragen einer Klärung näher zu bringen, um mit der Zeit auch die Art der Stoffwechselveränderung der Zelle, durch die eine Melaninbildung hervorgerufen wird, erkennen zu können.

23. Herr Dr. O. HARNISCH (Köln):

Respirationsphysiologische Grundlagen der Ökologie der Chironomidenlarven.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln.)

1. Ökologische Problemstellung.

Die Verbreitung der im folgenden untersuchten Chironomidenlarven ist ausgesprochen abhängig vom O_2 -Partialdruck des Mediums: a) *Chironomus plumosus* ist eine Charakterform der Tiefe nährstoffreicher Gewässer (Seen, Teiche) mit erheblichem Sauerstoffschwund des Tiefenwassers; b) *Eutanytarsus inermipes* ist an den feinen Schlamm sauerstoffreicher Gewässer gebunden (klare Bäche, Tiefenschlamm oligotropher Seen). — Die Formen a) und b) führen Haemoglobin in ihrer Leibeshöhlenflüssigkeit. — c) *Procladius praecox* lebt außer in ziemlich reinen, O_2 -reichen Gewässern auch häufig, ja als Charaktertier im stinkenden Faulschlamm von Abwässern; sie besitzt keinen Blutfarbstoff. — Die physiologischen Grundlagen dieses ökologischen Befundes sind zu untersuchen.

2. Präzisierung der physiologischen Fragestellung.

Die nahe liegende Vermutung, daß das ökologische Verhalten der genannten Arten durch verschiedene Leistungsfähigkeit der Mechanismen der O_2 -Aufnahme bei vermindertem Partialdruck des Gases im Medium bedingt sei, wurde durch Messungen widerlegt (HARNISCH 1927/29¹): Zwar kann bei fortgesetzter Erniedrigung des O_2 -Partialdrucks im Medium *Chironomus* seinen »Standard-Sauerstoffverbrauch« etwas länger aufrechterhalten als *Eutanytarsus*, aber dieser Unterschied ist einmal nicht sehr wesentlich, zum andern zeigt *Prodiamesa*, obwohl sie in weit O_2 -ärmerem Medium zu gedeihen vermag als *Eutanytarsus*, bereits bei erheblich höherem Partialdruck Versagen der Mechanismen der O_2 -Aufnahme als diese Form. Es erscheint aussichtslos, durch Betrachtung des Gaswechsels als solchen zur Lösung des Problems zu kommen.

Es soll daher versucht werden, den Gaswechsel als Anzeichen der Energiegewinnung zu werten. Die Prozesse der Energiegewinnung sind entweder oxybiontisch oder anoxybiontisch (Verbrennungs- oder Spaltungsprozesse). Nach der »PASTEURSchen Reaktion« wechseln sie je nach dem zur Verfügung stehenden Sauerstoff miteinander ab. Für das uns interessierende ökologische Problem ergeben sich hieraus zwei Gesichtspunkte: 1. Es ist denkbar, daß bei den verschiedenen Arten bei O_2 -Mangel anoxybiontische Prozesse verschieden weitgehend für oxybiontische eintreten können. 2. Es ist denkbar, daß von den normalerweise oxybiontisch lebenden Chironomidenlarven erzwungene anoxybiontische Prozesse verschieden gut »vertragen« werden.

Von diesen beiden Möglichkeiten soll in der vorliegenden Mitteilung einer Prüfung der ersten näher getreten werden. Dazu brauchen wir Maße für oxybiontische und anoxybiontische Prozesse. Während der Sauerstoffverbrauch ohne weiteres ein ziemlich gutes Maß für die oxybiontische Energiegewinnung ist, muß nach einem solchen für die anoxybiontische gesucht werden. Dies ist besonders dadurch erschwert, daß wir den Chemismus des oder gar der entsprechenden Prozesse bei den Chironomidenlarven noch gar nicht kennen. Doch konnte ich bereits in einer früheren Arbeit ein Anzeichen der anoxybiontischen Energiegewinnung im Gaswechsel finden (HARNISCH 1930²): Bei mangelhafter Versorgung mit O_2 steigt der respiratorische Quotient der *Chironomus*-Larve an und erreicht Werte über 1. Es erscheint kaum wahr-

¹ HARNISCH, X. Congr. Internat. de Zoolog. Budapest.

² HARNISCH, Z. vergl. Physiol. 12. 1930.

scheinlich, daß dies durch eine plötzliche Umstellung des Stoffwechsels (etwa Überführung von Kohlehydraten in Fett) bedingt ist; man kann sicher annehmen, daß »Extrakohlensäure« produziert wird, die als Maß für den anoxybiontischen Prozeß benutzt werden kann.

Dabei schließe ich mich in gewisser Hinsicht dem Vorgehen von O. WARBURG³ an. Zwei Unterschiede müssen jedoch hervorgehoben werden: 1. Bei WARBURGs Objekten (Schnitten aus Wirbeltierorganen) wird anoxybiontisch nicht direkt Kohlendioxyd gebildet, sondern es wird die Kohlensäure gemessen, die durch Milchsäure aus Bicarbonat der Ringerlösung, in der die Schnitte suspendiert sind, ausgetrieben wird. Bei den Chironomidenlarven, die in Leitungswasser untersucht wurden, handelt es sich dagegen um direkt erscheinende CO₂, die also entweder beim anoxybiontischen Prozeß selbst entstehen oder durch gebildete Säuren aus Bicarbonatvorräten des Tierkörpers ausgetrieben worden sein muß. 2. WARBURG, der stets bei genügender Versorgung des Materials mit Sauerstoff arbeitet, nimmt an, daß von der erscheinenden Gesamtkohlensäure auf den oxybiontischen Prozeß ein Äquivalent entfällt, das einem respiratorischen Quotienten = 1 entspricht. Chironomidenlarven haben bei ausreichender Versorgung mit Sauerstoff jedoch stets R.Q.-Werte, die erheblich unter 1 liegen. Es ist unwahrscheinlich, daß bei ungenügendem Sauerstoffzutritt die oxybiontischen Prozesse mit höherem respiratorischen Quotienten arbeiten. Daher ziehe ich von der unter geringem Sauerstoffpartialdruck gebildeten Kohlensäure als dem oxybiontischen Prozeß entsprechendes Äquivalent die Menge ab, die dem respiratorischen Quotienten des Luftwertes entspricht, den Rest fasse ich als »Extrakohlensäure« auf, die als Maß für den anoxybiontischen Stoffwechsel verwandt werden soll.

Für das Studium des Wechselspiels oxybiontischer und anoxybiontischer Energiegewinnung haben wir also folgende Daten zur Verfügung: 1. Für den Sauerstoffpartialdruck der Luft, bei dem wir entsprechend dem niedrigen respiratorischen Quotienten rein oxybiontischen Stoffwechsel der Energiegewinnung annehmen, kennen wir Sauerstoffverbrauch ($Q_{O_{2L}}$) und Kohlendioxydabgabe ($Q_{CO_{2L}}$) und das Verhältnis beider Größen RQ_L . 2. Für erheblich erniedrigten Sauerstoffpartialdruck (0,8% einer Atmosphäre) kennen wir den Sauerstoffverbrauch ($Q_{O_{2N}}$) und

³ Vgl. z. B.: O. WARBURG, Bioch. Z. **142**. 1923.

die Kohlensäureabgabe ($Q\text{ CO}_{2N}$); der letztere Wert wird nach den soeben angestellten Erwägungen umgestaltet: Wir berechnen unter der Voraussetzung, daß RQ des oxybiontischen Prozesses stets gleich ist, die aus oxybiontischem Prozeß stammende CO_2 und betrachten die Differenz zwischen diesem »Kohlensäure-äquivalent« und $Q\text{ CO}_{2N}$ als aus dem anoxybiontischen Prozeß stammende »Extrakohlensäure«.

Wir wollen wissen, ob bei verschiedenen Arten verschieden weitgehend anoxybiontische Prozesse der Energiegewinnung für ausfallende oxybiontische eintreten. Daher berechnen wir für die einzelnen Arten außer der »Extrakohlensäure« das Sauerstoffdefizit ($Q\text{ O}_{2L} - Q\text{ O}_{2N}$) und bilden einen Quotienten aus diesen beiden Größen: $\frac{\text{Extra-}\text{CO}_2 \cdot 100}{Q\text{ O}_{2L} - Q\text{ O}_{2N}}$. Je größer dieser Wert ist, um so besser vermögen anoxybiontische Prozesse für oxybiontische einzutreten unter der Voraussetzung, daß bei den verglichenen Arten die gleiche Menge Extrakohlensäure die gleiche Größe anoxybiontischer Energiegewinnung anzeigt. Diese Voraussetzung erscheint bei nahe verwandten Arten naheliegend, bewiesen ist sie freilich noch nicht.

3. Methodik.

Zur Erlangung der notwendigen Größen wurden Messungen mittels der Methoden O. WARBURGS⁴ vorgenommen. Nähere Angaben über diese erübrigen sich, da in allem auf die Schriften des Autors verwiesen werden kann. Es mag die Mitteilung genügen, daß eine geeignete Anzahl Tiere mit 1 cem Wasser in den Trog des Manometers eingebracht wurde. Die Zahl der Tiere richtete sich nach der Größenordnung des Sauerstoffverbrauchs: es mußte darauf geachtet werden, daß einerseits die Ausschläge groß genug waren, um fehlerfreie Ablesung zu gewährleisten, andererseits jedoch nicht die Gasspannung in der Messungszeit durch zu starken O_2 -Verbrauch wesentlich erniedrigt wurde. Die Tiere wurden nicht narkotisiert, da zu befürchten war, daß die Narkose auf die Stoffwechselgrößen der verschiedenen Tiere verschieden einwirkt. Die Larven verhalten sich jedoch im bewegten Manometer recht ruhig, und die aufeinanderfolgenden Ablesungswerte stimmen gut überein. Es wurde stets im gleichen Manometer und mit dem gleichen Material erst ohne, dann mit KOH im Einsatz gemessen, und zwar mindestens je 2 Stunden bei $\frac{1}{2}$ stündiger Ablesung. Das Lebendgewicht der Tiere wurde nach Abtupfen auf Filtrierpapier ermittelt. Um Differenzen durch verschiedenen Entwicklungszustand der Larven zu vermeiden, wurden stets ausgewachsene Larven, die jedoch noch keine Thoraxanschwellung zeigten, gewählt.

4. Die Ergebnisse der Messungen⁵

sind in den Doppeltabellen 1–3 wiedergegeben, und zwar enthält jeweils die Tab. a die bei Luft, Tab. b die bei 0,8% O_2 (abgekürzt: N) erhaltenen Ergebnisse. Die

⁴ Vgl. O. WARBURG, Bioch. Z. 142. 1923.

⁵ Die Werte gelten in Kubikmillimeter pro 1 g Tier und $\frac{1}{2}$ Stunde.

Messungen wurden im März und in der ersten Hälfte des April dieses Jahres vorgenommen. Die Messungen an verschiedenen Arten wurden möglichst bunt durcheinander verteilt, so daß gefundene Unterschiede nicht etwa zeitlich bedingt sein können. Die zu den Messungen verwandten Tiere befanden sich höchstens 2 Tage im Institut, wo sie mit nur wenig Schlamm aufbewahrt wurden. Es ist wichtig, daß möglichst frische Tiere verwandt werden: Nach einiger Zeit Gefangenschaftslebens erscheint der Sauerstoffverbrauch unter Luft erhöht; es besteht also die Gefahr, daß irgendwie abnorme Verhältnisse vorliegen.

Tabelle 1a.
Chironomus plumosus
Luft

Nr.	t	Q O _{2L}	Q CO _{2L}	RQ _L
1	17°	108,1	58,1	0,54
2	17°	121	54,2	0,45
3	19,5°	105,8	82,7	0,78
4	15,5°	98,6	77,1	0,78
5	15°	138,2	—	—
6	15,5°	123	87,4	0,71
7	16,5°	188,1	120,7	0,64
8	15,5°	93,6	76,6	0,81
9	16,7°	111,2	110	0,99

Tabelle 1b.
Chironomus plumosus
0,8% O₂

Nr.	t	Q O _{2N}	Q CO _{2N}	RQ _N
1	17°	44,3	27,35	0,62
2	19,5°	54,7	77,4	1,41
3	15,5°	60	84,7	1,41
4	15°	45,6	56,5	1,24
5	15,5°	64	67	1,05
6	16,5°	59,1	58,5	0,99
7	15,5°	47,6	54,5	1,15
8	16,7°	46,7	62,1	1,33

Tabelle 2a.
Eutanytarsus inermipes
Luft

Nr.	t	Q O _{2L}	Q CO _{2L}	RQ _L
1	16,5°	117,2	64,3	0,55
2	16°	115	—	—
3	16°	145	—	—
4	15,5°	145,5	97,2	0,67
5	16°	121,7	72,1	0,59
6	17,8°	127	68,7	0,54
7	17,8°	131,8	81,1	0,62
8	16,4°	127,5	43,6	0,34
9	17°	178	127,3	0,72
10	17,5°	137	106,8	0,78
11	17,2°	142	108,1	0,76

Tabelle 2b.
Eutanytarsus inermipes
0,8% O₂

Nr.	t	Q O _{2N}	Q CO _{2N}	RQ _N
1	16,5°	30,4	57	1,87
2	16,5°	31,2	41,6	1,34
3	16°	41	61,5	1,5
4	16°	47,7	75,8	1,59
5	17,8°	45	43,3	0,97
6	17,8°	31,6	22,6	0,72
7	16,4°	30,5	22,2	0,73
8	17,5°	32,1	44,2	1,38
9	17,2°	24,9	42	1,67

Tabelle 3a.
Prodiamesa praecox
Luft

Nr.	t	Q O _{2L}	Q CO _{2L}	RQ _L
1	16,8°	144	67,5	0,47
2	17,6°	208	155,5	0,72
3	16,5°	155	62	0,4
4	16,5°	183	132,1	0,7
5	17,1°	120,1	—	—
6	17,1°	161	101,8	0,63
7	17°	109	72,1	0,66
8	17,8°	250	193,1	0,72

Tabelle 3b.
Prodiamesa praecox
0,8% O₂

Nr.	t	Q O _{2N}	Q CO _{2N}	RQ _N
1	16,8°	13,3	64	4,8
2	13,3°	7,1	42,5	5,9
3	16,5°	12	54,5	4,5
4	16,3°	13,5	60,6	4,9
5	17°	12,3	—	—
6	17,8°	6,3	52,4	8,3

Die folgenden Tab. 4 und 5 bringen die Auswertung der in Tab. 1–3 gegebenen Daten. Tab. 4 stellt die Durchschnittswerte der direkt gemessenen, für uns wichtigen Größen dar ($Q_{O_{2L}}$, $Q_{O_{2N}}$, $Q_{CO_{2L}}$, $Q_{CO_{2N}}$ und RQ_L), Tab. 5 gibt die nach den oben gegebenen Gesichtspunkten (s. S. 212) errechneten Daten: CO_2 -Äquivalent, Extra- CO_2 , das Defizit der Sauerstoffaufnahme unter 0,8% O_2 , schließlich den die endgültige Beurteilung ermöglichenden Quotienten aus Extra- CO_2 ($\times 100$) und Sauerstoffdefizit.

Tabelle 4.

	$Q_{O_{2L}}$	$Q_{O_{2N}}$	$Q_{CO_{2L}}$	$Q_{CO_{2N}}$	RQ_L
<i>Chironomus</i>	120,8	52,75	83,35	61	0,69
<i>Eutanytarsus</i>	135,2	35	85,5	44,8	0,63
<i>Prodiamesa</i>	167,5	10,75	112	54,8	0,67

Tabelle 5.

	CO_{2N} (Äquivalent)	Extra- CO_{2N}	O_2 -Defizit	Quotient
<i>Chironomus</i>	36,4	24,6	68,1	36,1
<i>Eutanytarsus</i>	22,05	22,75	100,2	22,5
<i>Prodiamesa</i>	6,75	48,1	156,75	30,75

Das Ergebnis der Messungen korrigiert zunächst in gewisser Hinsicht meine früheren Angaben: Damals wurde nur festgestellt, daß der Punkt, von dem ab die Mechanismen der Sauerstoffaufnahme von *Eutanytarsus* versagen, nur wenig höher liegt als der, an dem die von *Chironomus* nicht mehr zur Bestreitung des Standardstoffwechsels ausreichen. Die jetzige, quantitative Verfolgung der Atmungsgröße zeigt, daß das O_2 -Defizit von *Eutanytarsus* bei dem gleichen, sehr niedrigen O_2 -Partialdruck recht erheblich größer ist, als das von *Chironomus*. Dagegen zeigt sich in Bestätigung meiner früheren Schlüsse, daß ebenso wie die O_2 -Spannung des ersten Versagens der Mechanismen der O_2 -Aufnahme auch der Grad des Versagens beim gleichen extrem erniedrigten Partialdruck (0,8% O_2) nicht das Vorkommen und Fehlen in respiratorisch schlechten Medien zu erklären vermag: *Prodiamesa*, die in sauerstoffarme Gebiete vorzudringen vermag, hat ein weit höheres O_2 -Defizit als *Eutanytarsus*, der an O_2 -reiches Medium gebunden ist.

Betrachten wir dagegen das durch den Quotienten aus Extra- CO_2 und O_2 -Defizit dargestellte Eintreten anoxybiontischer Prozesse für ausfallende oxybiontische, so ergibt sich eine Reihe, die dem ökologischen Verhalten der Tiere gut parallel geht: Am gün-

stigsten ist es für *Chironomus*, demnächst folgt *Prodiamesa*, am schlechtesten dran ist *Eutanytarsus*. Dies gibt Anlaß zu vermuten, daß die Erklärung des ökologischen Verhaltens tatsächlich in der Eigenart des Wechselspiels oxybiontischer und anoxybiontischer Energiegewinnung zu suchen ist.

5. Kritische Bemerkungen.

Die wiedergegebenen Untersuchungen erweisen die Berechtigung der Fragestellung und deuten die Richtung an, in der die Lösung des ökologischen Problems zu suchen ist. Daß trotz der scheinbar eindeutigen Sprache der Tabellen noch keine endgültige Klärung erzielt ist, muß noch kurz dargelegt werden. Die beiden für uns wichtigsten Daten sind die Extra-CO₂ und das O₂-Defizit. Beider Ermittlung haften Mängel an, deren Bedeutung beurteilt werden muß.

a) Die Extra-CO₂. Grundlage für die Berechnung dieses Wertes sind die Manometerausschläge der Messungen ohne KOH im Einsatz unter 0,8% O₂. Diese sind aber in den Etappen der gleichen Messung nicht gleichmäßig, sondern der erste Wert ist stets wesentlich höher als die folgenden. Die niedrigeren, späteren Werte sind zumeist etwa gleich, zeigen keine deutlich gerichtete Veränderung mehr. Es ist nicht ohne weiteres möglich, für die Berechnung den erhöhten Anfangswert einfach auszuschalten, da der Grad seiner Erhöhung von Art zu Art verschieden ist: bei *Prodiamesa* ist er nicht nur relativ wesentlich mehr erhöht als bei den beiden anderen Arten, sondern auch ein bis zwei weitere Werte sind gewöhnlich höher als die späteren.

Es bestehen zwei Erklärungsmöglichkeiten für die anfänglich stärker positiven Manometerausschläge. 1. Könnte die anfängliche stärkere Druckzunahme unter 0,8% O₂ durch im Diffusionsausgleich gegen das Medium vom Tierkörper abgegebenen Sauerstoff bedingt sein, 2. könnte das fragliche Gas CO₂ sein, die durch im anoxybiontischen Stoffwechsel entstehende stärkere Säuren aus Bicarbonatvorräten des Tiers ausgetrieben wird.

Gegen die Annahme, daß das die anfängliche Druckzunahme bedingende Gas im Diffusionsausgleich abgegebener Sauerstoff ist, spricht zunächst die für den anzunehmenden Ausgleich benötigte Zeit. Selbst bei wesentlich massigeren Objekten (zum Beispiel Antinienstücken) ist dieser Ausgleich in der für den Temperatúrausgleich benötigten, der Messung sowieso verloren gehenden Zeit bereits vollzogen. — Ferner wäre bei dieser An-

nahme zu fordern, daß auch, wenn mit KOH im Einsatz gemessen wird, die anfänglichen (negativen) Manometerausschläge durch im Diffusionsausgleich abgegebenen Sauerstoff beeinflusst wären. Mitunter ist tatsächlich ein etwas geringerer Anfangswert festzustellen, doch hat die Verminderung nie die zu fordernde Größenordnung, ganz abgesehen davon, daß sie nicht regelmäßig zu beobachten ist.

Somit mag die zweite Annahme wahrscheinlicher sein. Dies besagt, daß die Verhältnisse für *Prodiamesa* vermutlich noch günstiger liegen, als unsere Zahlen es zeigen. Klarheit hoffe ich durch Untersuchungen, die die Größenordnung des anoxybiontischen Stoffwechsels besser und sicherer erfassen, gewinnen zu können.

b) Das O₂-Defizit. Die exakte Erfassung dieses Wertes hat zur Voraussetzung, daß wir mit der durch die Diffusionsmöglichkeit beschränkten, geringen O₂-Aufnahme unter geringem Partialdruck nur die wirklich der oxybiontischen Energiegewinnung dienende O₂-Aufnahme unter Luft vergleichen. Der Sauerstoffverbrauch bei höheren Partialdrucken (z. B. Luft) kann aber durch andersartigen O₂-Bedarf vermehrt erscheinen: z. B. kann nach vorangehenden Zeiten mangelhafter O₂-Versorgung nunmehr für oxydative Beseitigung von Produkten des anoxybiontischen Stoffwechsels Sauerstoff benötigt werden. Tatsache ist jedenfalls, daß nach einigen Tagen Gefangenschaft im Laboratorium der O₂-Bedarf unter Luft sich steigert. Dies ist bei *Prodiamesa*, die aus besonders O₂-armem Medium eingebracht wurde, in erheblich größerem Ausmaß der Fall als bei den beiden anderen Arten (z. B. verbrauchten frisch eingebrachte Tiere pro 1g und 1/2 Stunde 108,7 cmm O₂, Tiere des gleichen Materials am folgenden Tag dagegen 250,5 cmm!). Es ist also wohl möglich, daß das O₂-Defizit bei 0,8% O₂ für *Prodiamesa* relativ zu den übrigen Arten geringer ist, als es nach meinen Messungen erscheint. Dies würde bedeuten, daß der Quotient Extra-CO₂/O₂-Defizit für *Prodiamesa* noch günstiger ist.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Diskussion der Fehlermöglichkeiten zeigt, daß diese kaum falsche Gesetzmäßigkeiten vorgetäuscht haben, sondern wahrscheinlich nur die gefundenen Tatsachen weniger deutlich haben in Erscheinung treten lassen. Es kann also als in hohem Grade wahrscheinlich angesehen werden, daß das ökologische Verhalten der Chironomidenlarven gegenüber dem O₂-Partialdruck des Mediums

sich durch verschieden weitgehendes Eintreten anoxybiontischer Prozesse der Energiegewinnung für ausfallende oxybiontische Prozesse bei niederem O_2 -Partialdruck erklärt.

24. Herr Dr. ERNST SCHARRER (München):

Über neurokrine Organe der Wirbeltiere.

(Deutsche Forschungsanstalt für Psychiatrie in München.)

Die sekretorische Funktion gewisser nervöser Elemente darf, soweit physiologische Methoden in Frage kommen, als erwiesen gelten. Es sei hier nur an die Beobachtungen erinnert, die G. H. PARKER¹ aus der Physiologie der Nerven, der Muskeln, des Herzens und der Chromatophoren für die Begründung seiner Lehre vom Neurohumoralismus heranzieht. Dagegen gibt es nur wenige Autoren, die auf Grund histologischer Untersuchungen eine Sekretproduktion durch Nervenzellen für möglich halten.

So hat SPEIDEL² über große Zellen im Rückenmark von Haien und Knochenfischen berichtet, die er als sekretorisch tätig ansprach, da sich Tropfen einer kolloidähnlichen Substanz in ihrer Nähe fanden. Später hat F. H. LEWY³ beim Menschen in verschiedenen Bezirken des Gehirns Zellen beschrieben, deren strukturellen Eigentümlichkeiten er mit einer inkretorischen Funktion dieser Zellen erklärte. Schließlich hat POPPI⁴ bestimmten Hypothalamuskernen des Menschen eine selbständige inkretorische Funktion zuerkannt.

Diesen Befunden möchte ich Beobachtungen an Fischen, Amphibien, Reptilien und Säugern anreihen, die eine überraschend lebhaft sekretorische Tätigkeit bestimmter Gehirnbezirke aufzeigen.

Was die Befunde an Knochenfischen betrifft, so möchte ich mich kurz fassen, da das Wesentliche bereits andernorts⁵ mitgeteilt wurde. Es wurde festgestellt, daß bei *Perca fluviatilis* L., *Tinca vulgaris* Cuv., *Fundulus heteroclitus* L., u. a., der

¹ PARKER, G. H., Humoral agents in nervous activity. Cambridge 1932.

² SPEIDEL, C. C., Gland cells of internal secretion in the spinal cord of skates. Carnegie Inst. Publ. 281. 1919. — Further comparative studies in other fishes of cells that are homologous to the large irregular glandular cells in the spinal cord of skates. J. comp. Neurol. **34**. 1922.

³ LEWY, F. H., Die Lehre vom Tonus und der Bewegung. Monogr. Neurol. **34**. 1923.

⁴ POPPI, U., Struttura e funzione delle cellule del Tuber cinereum. Riv. Pat. nerv. **36**. 1930.

⁵ SCHARRER, E., Die Sekretproduktion im Zwischenhirn einiger Fische. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische III.) Z. vergl. Physiol. **17**. 1932.

großzellige Anteil des Nucleus praeopticus im Zwischenhirn als ein Drüsenorgan anzusprechen ist. Die Zellen, deren Kerne oft auffällige Formen aufweisen, enthalten häufig Tropfen einer kolloidähnlichen Substanz, die sich mit den verschiedensten Farbstoffen färbt.

Das gleiche gilt für die Zellen des Nucleus lateralis tuberis, der beim Barsch, bei der Schleie und anderen Fischen ebenfalls sekretorisch tätig ist. Der Sekretionsablauf ist hier noch ganz ungeklärt. Vielleicht dienen kleine kolloidführende Wanderzellen, die man im Bereich des Nucleus lateralis tuberis der Schleie findet, dem Abtransport des gebildeten Sekretes.

Im Mittelhirn der Elritze (*Phoxinus laevis* L.) habe ich ferner eine Gruppe von Zellen beschrieben⁶, die ebenfalls ungewöhnliche Kernformen aufweisen. Diese Zellen enthalten, wenn auch nicht häufig, in ihrem Plasmaleib Sekrettropfen, die sich mit dem VAN GIESONschen Gemisch bald gelb, bald rot färben. Die gleiche Zellgruppe konnte nun auch bei der Schleie (*Tinca vulgaris* Cuv.) und beim Hundshai (*Catulus stellaris* L.) festgestellt werden. Ob sie hier auch sekretorisch tätig ist, konnte noch nicht entschieden werden.

Der Nucleus praeopticus zeigt bei den Amphibien eine ähnliche Ausbildung wie bei den Knochenfischen. Bei manchen Arten (*Hyla arborea* L., *Pelobates fuscus* Laur.) wird jegliches Anzeichen einer sekretorischen Tätigkeit seiner Zellen vermißt. Beim Grasfrosch (*Rana temporaria* L.) konnte nur bei wenigen Exemplaren von vielen untersuchten eine geringe Menge Sekret im Zwischenhirn festgestellt werden. Fast regelmäßig wird solches aber bei der gelbbauchigen Unke (*Bombinator pachypus* Bp.) gefunden. Am interessantesten sind in dieser Hinsicht die Kröten. Besonders imponiert die Drüsentätigkeit des Nucleus praeopticus bei unserer Erdkröte (*Bufo vulgaris* Laur.). Zwischen den Zellen und in ihnen liegt, oft in gewaltigen Massen, ein Sekret, das in seinem färberischen Verhalten mit dem bei den Fischen beobachteten übereinstimmt. Alle Phasen der Sekretbildung aus kleinen Körnchen zu großen Tropfen, die schließlich die Zellen ganz erfüllen, lassen sich beobachten. Das Sekret ist fuchsinophil; nur ein ganz geringer Teil färbt sich als pikrophiles Sekret mit dem VAN GIESONschen Gemisch gelb. Untersuchungen über die physiologische Bedeutung dieser Sekretion, über das jahreszeit-

⁶ SCHARRE, E., Secretory cells in the midbrain of the European minnow (*Phoxinus laevis* L.). J. comp. Neurol. 55. 1932.

liche Verhalten und über das Vorkommen dieser sog. Zwischenhirndrüse bei den verschiedenen Arten von Anuren und Urodelen sind im Gange.

Von den Reptilien weist die Ringelnatter (*Tropidonotus natrix* L.) ähnliche Erscheinungen auf. Hier hat sich der Nucleus praeopticus in zwei Zellareale geteilt, die in Anlehnung an die beim Menschen und den Säugern üblichen Bezeichnungen als Nucleus supraopticus und Nucleus paraventricularis bezeichnet werden. Die beiden Kerne, die auch ihrer Struktur nach zusammengehören, produzieren ebenfalls Sekrete von der bei den Amphibien und Fischen beschriebenen Art. Bei verschiedenen Eidechsen und bei der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) konnte bis jetzt keine Sekretion im Zwischenhirn beobachtet werden.

Über den Hypothalamus der Vögel kann ich nichts berichten, da mir ausreichende eigene Erfahrungen noch fehlen.

Die Säuger weisen eine ausgezeichnete Ausbildung dieser für gewöhnlich als vegetative Zentren betrachteten hypothalamischen Kerne auf. Für die Untersuchung ihrer sekretorischen Funktion erwies sich das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.) als geeignet. Ballen von Sekretröpfchen liegen hier zwischen den Zellen des Nucleus supraopticus und des Nucleus paraventricularis. Seltener sind Sekretröpfchen in den Zellen selbst zu finden. Immerhin besteht auch hier kein Zweifel an der sekretorischen Funktion dieser dem Nucleus praeopticus der Fische und Amphibien homologen Zellgruppen.

Sehen wir von der Mittelhirndrüse der Elritze ab, so stellen wir vor allem die sog. Zwischenhirndrüse als neues inkretorisches Organ der Wirbeltiere fest. Bei den niederen Vertebraten ist noch nichts über seine Bedeutung bekannt. Dagegen weiß man schon länger, daß bei den Säugern im Hypothalamus ein dem Hormon des Hypophysenhinterlappens in seiner Wirkung entsprechender Stoff gebildet wird. Man wußte aber bis jetzt nichts Genaueres über die Bildungsstätte dieser Substanz. Die Vermutung liegt nahe, daß die Zwischenhirndrüse dieses Hormon liefert.

Die Lehre PARKERS gewinnt mit der Auffindung solcher, in Anlehnung an die interessanten Untersuchungen COLLINS⁷ als neurokrine Organe bezeichneter Gehirnbezirke, eine starke Stütze.

⁷ COLLIN, R., La neurocrinie hypophysaire. Etude histophysiologique du complexe tubéro-infundibulo-pituitaire. Arch. de Morph. gén. et exp., Paris, Doïn, 1928. — Existe-t-il des preuves expérimentales de la neurocrinie hypophysaire? Annales de Méd. 33. 1933.

Die nächste Aufgabe ist zu untersuchen, welche besondere Bedeutung den neurokrinen Organen bei den einzelnen Wirbeltiergruppen zukommt.

Herrn Prof. Dr. W. SPIELMEYER und der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft möchte ich für die Förderung meiner Arbeit herzlich danken.

25. Herr Dr. EUGEN SCHWARZ (Berlin-Friedenau):

Die Bedeutung von Schilddrüse und Gonaden für den Gefiederdimorphismus beim Haushuhn.

(Institut für Vererbungsforschung der Landwirtschaftlichen Hochschule, Berlin.)

Durch Schilddrüsenentfernung bei Hähnen, Hennen, Kapaunen und Poularden wurde der Einfluß der Schilddrüsen- und Gonadenhormone auf die Gefiederausbildung analysiert. Die Formbildung der Federn, d. h. ihre Entwicklung zur breiten und abgerundeten Form, wie sie für die Hennen charakteristisch ist, wird durch die Hormone der Schilddrüse und des Ovars bewirkt. Der thyreoidektomierte Hahn und die a- oder hypothyreotischen Kastraten besitzen bedeutend spitzere und schmalere Federn in allen Regionen als der Hahn; die thyreoidektomierte Henne besitzt dem Hahnentypus stark angenäherte intermediäre Federn. Thyreoidea-Hormon und das Ovar-Hormon addieren sich also bezüglich der Federform in ihrer Wirkung. Hierbei erzielt erstens das Ovarhormon den stärkeren Effekt und zweitens entfaltet das Schilddrüsenhormon offensichtlich in den auch beim Hahn mit runden, breiten Federn besetzten Regionen, an Brust und Schenkel, seine Wirkung am stärksten. Neben dieser Änderung der Form wird durch die Schilddrüsenentfernung auch die Struktur verändert: die Federn schilddrüsenloser Tiere sind \pm ausgefranst, i. e. die Häkchen, die normalerweise den festen Verband der Fahne bewirken, fehlen; die Federn besitzen entweder ganz oder nur \pm breit am Saum Seidenstruktur. Die Pigmentbildung wird ebenfalls von beiden Hormonen kontrolliert. Nach den gefundenen Bildern werden bei Hypo- und Athyreose alle normalerweise schwarzen Federn rot. Das Ovarhormon bedingt eine bestimmte Verteilung der Eu- und Phäomelanine zur für die Henne charakteristischen Wildfärbung, gleichzeitig — vorausgesetzt, daß unsere Vorstellungen von der Natur der Pigmente richtig sind — eine starke Verdünnung des Phäomelanins. In den hier berichteten

Versuchen konnte sich kein einwandfreier Einfluß des Hodenhormons auf die Gefiedercharaktere nachweisen lassen. Es ist also sowohl der weibliche als auch der männliche Federkeim so determiniert, daß die Form und Färbung der sich entwickelnden Feder dem jeweiligen Hormongehalt des Blutes entspricht. XX- (♂-) wie XY-(♀-)Gewebe reagieren dabei anscheinend in gleicher Weise. Aus der ergänzenden Wirkung von Schilddrüse und Ovar ergeben sich demnach die normalen Bilder des Hahnen- und Hennen-gefieders.

Diskussions-Bemerkung: Diese »alternative Reaktionsnorm« des Federkeims bezieht sich natürlich nur auf die beim normalen Dimorphismus unterschiedlichen Charaktere, nicht auf die eventuellen genetischen, faktoriellen Unterschiede, wie z. B. Gold-Silber.

(Die ausführliche Veröffentlichung erfolgt an anderer Stelle.)

26. Herr Prof. W. WUNDER (Breslau):

**Experimentelle Untersuchungen am Bitterling
(*Rhodeus amarus*) während der Laichzeit.**

Beim Bitterling zeigt das Männchen und das Weibchen deutlich ausgeprägte sekundäre Geschlechtsmerkmale. Die Versuche, über welche hier berichtet werden soll, befassen sich mit der Frage, auf welche Weise durch innere und äußere Reize die Ausbildung dieser Geschlechtsmerkmale beeinflußt werden kann.

Das Hochzeitskleid des Bitterlingmännchens kann künstlich durch Einspritzung von Hormonen und anderen Stoffen, wie z. B. Johimbin zur Entfaltung gebracht werden, wie in einer früheren Untersuchung von mir dargelegt wurde. OSTERHAGE hat inzwischen meine Ergebnisse an nichtkastrierten Tieren bestätigt und die feineren Pigmentverhältnisse studiert. GLASER und HÄMPEL arbeiteten an kastrierten Bitterlingmännchen ein Testverfahren zur Prüfung männlichen Sexualhormons aus, das sie mit ihren Namen belegten. Es besteht kein Zweifel, daß sich das Hochzeitskleid durch Einspritzung der angeführten Stoffe in Zeit von einer halben Stunde zur vollen Entfaltung bringen läßt und daß es nicht nur kurze Zeit, wie normalerweise, sondern für Stunden und Tage unter diesen Bedingungen bestehen bleibt. Bei der Entfaltung und bei dem Verschwinden des Hochzeitskleides ist eine bestimmte Stufenfolge zu beobachten.

Die Legeröhre, das sekundäre Geschlechtsmerkmal des Weibchens, zeigt ebenfalls eine stufenweise Entwicklung, die sich jedoch im Gegensatz zum Hochzeitskleid langsam vollzieht in Zeit von vielen Stunden und Tagen. Es lag nun nahe, auch hier Versuche mit Einspritzung von Hormonen anzustellen. Die Experimente, die ich vor zwei Jahren und vor einem Jahr in dieser Hinsicht durchführte, waren negativ. Wie sich später herausstellte, lag dies daran, daß meine Präparate zu schwach oder ungeeignet waren. Mit Prolan haben auch FLEISCHMANN und KANN keine positiven Ergebnisse erzielt. Wohl aber glückte es diesen Autoren, mit ganz starken Präparaten eine Streckung der Legeröhre zu bewirken. Die zunächst von mir verabreichten Mengen weiblichen Sexualhormons betrugen 2 bis 4 Mäuseeinheiten, während FLEISCHMANN und KANN in Form von Progynonester in der gleichen Flüssigkeitsmenge in einem neuen SCHERING-Präparat die 1000fache Dosis verabreichten, die außerdem wiederholt in Abständen von Tagen gegeben wurde. Ich prüfte die Ergebnisse nach und kann sie nur vollauf bestätigen, obwohl meine Versuche zu ungünstiger Zeit, nämlich im Winter, von mir durchgeführt wurden.

Hatten wir bisher die Einwirkung innerer Reize, nämlich in das Blut eingespritzter Hormone, auf die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale untersucht, so beschäftigte mich auch schon seit Jahren in den Bitterlingsversuchen die Frage, welche äußeren Einflüsse bei Männchen und Weibchen die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale zur Folge haben.

Bei den Männchen konnte man zunächst einmal annehmen, daß sich die Geschlechtsgenossen ähnlich beeinflussen, wie ich das früher für den Stichling zeigen konnte. Es ist jedoch bei dem Bitterlingsmännchen nichts von der Ausbildung eines Hochzeitskleides und nichts von einer Vorrangstellung eines Tieres zu beobachten, wenn wir mehrere Männchen ohne Weibchen und ohne Muscheln zusammenhalten.

Bringt man Männchen und Weibchen in einem Aquarium ohne Muscheln zusammen, so tritt in den ersten Stunden nach Versuchsbeginn eine schwache Andeutung des Hochzeitskleides auf, die jedoch rasch wieder verschwindet.

Gibt man zu einer Gruppe von Bitterlingsmännchen ohne Weibchen eine Muschel, so ist das Bild ganz anders. In ausgesprochenstem Maße zeigen die Männchen Interesse für die Muschel. Ein Männchen aus der Gruppe nimmt meistens sehr

bald eine Vorrangstellung ein, hält sich immer wieder bei der Muschel auf und bildet ein Hochzeitskleid aus, das während der höchsten Erregung, nämlich bei dem Umherschwimmen vor der Atem- und Kloakalöffnung der Muschel immer stärker entfaltet wird. Die anderen Männchen werden durch kräftige Schläge mit der Seite des Körpers vertrieben. Sie zeigen geringere Andeutungen der Hochzeitsfärbung und ebenfalls eine Rangordnung. Nimmt man das beste Männchen mit der schönsten Hochzeitsfärbung heraus, so folgt ein zweites an seine Stelle, das dann zum Beispiel noch das dritte ungefärbte Tier verjagt und unterdrückt. Unter solchen Bedingungen verhalten sich also die Männchen in einer Gruppe ganz ähnlich wie beim Stichling.

Überraschend ist bei diesen Versuchen, daß die lebende Muschel einen viel stärkeren Reiz auf das Bitterlingsmännchen ausübt als das Weibchen. Welcher Reiz geht nun von der Muschel aus? Erweckt die leere Schale, wenn die beiden Klappen durch ein Gummibändchen am Klaffen verhindert sind und wenn sie sich in der normalen Stellung der lebenden Muschel befindet, den gleichen Eindruck? Zunächst lassen sich tatsächlich die Männchen einige Zeit täuschen. Sie schwimmen an den leeren Schalen umher. Ein Tier zeigt bessere Färbung. Es kann dies im günstigsten Falle sogar einige Tage so weiter gehen. Meistens jedoch erlischt schon vorher das Interesse. Die Färbung geht zurück, wie wenn keine Muschel vorhanden wäre. Lebende oder tote Muscheln, die hinter Glas geboten werden, so daß die chemischen Reize ausgeschaltet sind, machen meistens ebenfalls nur ganz kurze Zeit einen schwachen Eindruck. Soviel steht jedenfalls fest, daß auch die leere Muschelschale einen stärkeren Reiz auf das Männchen ausübt als ein Weibchen ohne Muschel. Der optische Reiz ist jedoch von weit geringerer Bedeutung als der Strömungsreiz. Dies läßt sich auch schon durch künstliche Erzeugung schwacher Wasserströmung zeigen. In eine leere Muschelschale wurde ein Schlauchsystem eingebaut, das wie die lebende Muschel Wasser ein- und ausströmen ließ. Es konnte auf diese Weise eine volle Ausbildung des Hochzeitskleides erzielt werden. Aber auch ohne Muschelschale wirkt der Strömungsreiz, wie man gelegentlich beim Spiel der Männchen an dem Ausströmer einer Durchlüftung sehen kann. Die seltene Beobachtung dieser Reaktion auf den Strömungsreiz allein macht es jedoch wahrscheinlich, daß die Bitterlingsmännchen durch den optischen Reiz zunächst zur richtigen Stelle geführt werden und daß dann durch den Strö-

mungsreiz die Erregung außerordentlich verstärkt wird. Letzterer muß sogar noch ganz bestimmte Stärke zeigen, wenn er voll wirksam sein soll. Die Versuche nach dieser Richtung sind noch nicht abgeschlossen. Auch ohne Weibchen scheint bei höchster Erregung durch das Männchen Sperma vor der Öffnung der Muschel abgegeben zu werden, wie aus dem Zittern und der prächtigen Färbung bei der charakteristischen Schwimmbewegung vor dem Muscheleingang und der Anwesenheit von Spermien an der Muschelkieme zu entnehmen ist.

Bei der Legeröhre des Bitterlingsweibchens können wir folgende Stufenfolge der Entwicklung feststellen. Zunächst ist die Legeröhre kurz (nur wenige Millimeter lang) und grau bis schwarzbraun gefärbt. In Zeit von einigen Tagen wird sie bei Anwesenheit eines wirksamen Reizes während der Laichzeit mittellang (2–3 cm lang) und zeigt rote oder rosa Farbe. Die vollentwickelte lange Legeröhre erreicht von dem kurzen Zustand aus in Zeit von etwa einer Woche unter günstigen Bedingungen eine Länge von 5 cm und ist hellrosa oder weißlich in der Farbe. Um die Tiere möglichst wenig zu stören, wurden die Legeröhren nicht in mm gemessen wie bei den Hormonversuchen, sondern es wurde nur der deutlich erkennbare Zustand »kurz«, »mittellang« und »lang« unterschieden. Die Beobachtung in einem Versuch mußte sich wegen der langsamen Entwicklung der Legeröhre immer auf mindestens eine Woche erstrecken.

Hält man Weibchen ohne Männchen und ohne Muschel zusammen, so ändert sich nichts an der Länge kurzer Legeröhren, während mittellange und lange Legeröhren rückgebildet werden.

Die Männchen allein machten in meinen Versuchen keinen sichtbaren Eindruck auf die Weibchen. Die Legeröhre bleibt in ihrer Länge unbeeinflußt.

Außerordentlich auffallend war bei den Weibchen auch wiederum der Reiz, der von der Muschel ausging. Mit größtem Interesse spielten die Tiere vor dem Eingang der lebenden Muschel. Die Legeröhre vergrößerte sich zusehends im Laufe einiger Tage und die Weibchen laichten auch ohne Anwesenheit von Männchen in die Muschel ab. Die unbefruchteten Eier entwickelten sich selbstverständlich nicht. Sie wurden in verschiedener Weise aus den Spalträumen der Kieme entfernt. Teilweise gelangten sie schon nach wenigen Minuten auf dem gleichen Weg, auf dem sie in die Spalträume gekommen waren, nämlich über den Sammelkanal des verbrauchten Atemwassers durch den Kloakalsiphon

wieder nach außen. Dies kommt gelegentlich auch bei befruchteten Eiern vor. Meistens bleiben jedoch auch die unbefruchteten Eier mehrere Tage in den interlamellaren Räumen der Kieme liegen. Es erweichte dann entweder innerhalb von 10 Tagen die Dottermasse und gelangte auf dem geschilderten Wege stückweise nach außen. Oder das Kiemenepithel brach in Form eines kleinen Scheibchens über dem Ei nach der Seite des Fußes zu durch, so daß das Ei aus einem runden Loch der Kieme herausfiel.

Der Strömungsreiz ist auch für das Bitterlingsweibchen am wichtigsten. Jedoch schon leere Muschelschalen erweckten viel stärkeres Interesse als die Männchen und hatten vorübergehende Verlängerung der Legeröhre zur Folge. In einem Fall bei über 20 Versuchen, die in dieser Richtung im Laufe von zwei Jahren angestellt wurden, laichte sogar ein Weibchen in einer leeren Muschelschale ab. Dies muß jedoch auf die besonderen Umstände bei dem betreffenden Versuch zurückgeführt werden.

Auch auf die künstliche Muschel mit Strömung reagierten die Bitterlingsweibchen sehr gut. Die Versuche mit verschieden abgestufter Strömung sind jedoch noch nicht abgeschlossen.

Wie verhalten sich nun Bitterlingsmännchen und Weibchen, wenn lebende Muscheln zum Ablachen vorhanden sind? Bei kühler Temperatur Anfang Mai laichten die Weibchen in diesem und im vergangenen Jahr normal ab, ohne daß die Männchen ein richtiges Hochzeitskleid zeigten und sich beim Ablachen betätigten. Die Eier waren dann immer unbefruchtet. Das Weibchen, das an und für sich längere Zeit zur Ausbildung der Legeröhre braucht, scheint also gegenüber niedriger Temperatur nicht so empfindlich zu sein wie das Männchen. Meistens erst Anfang Juni beginnt dann in meinen Versuchen die volle Ausbildung des Hochzeitskleides beim Männchen und das Ablachen befruchteter Eier. Das Männchen hat nun ebenfalls starkes Interesse für die Muschel, von der es die anderen Männchen durch lebhafte Schläge mit der Körperseite vertreibt. Die Fische weisen oft infolge dieses Schlagens blutunterlaufene Stellen in der Schwanzgegend auf, die sich entzünden können, so daß die Tiere unter Umständen dann noch an Verpilzung nach der Laichzeit eingehen. Andere Männchen und unwillkommene Weibchen werden so vertrieben. Das laichwillige Männchen beherrscht vollkommen das Revier und fordert das Weibchen zum Laichen auf. Vorher führt es ganz charakteristische zitternde oder rüttelnde Be-

wegungen am Muscheleingang aus, wobei es wahrscheinlich schon Sperma abgibt. Das Weibchen stellt sich ebenfalls in bezeichnender Weise zur Muschel ein. Das Hinterende steht eine Zeitlang schräg nach oben gerichtet, so daß die dünne weiche Legeröhre durch die Strömung und die Schwerkraft beeinflußt wird. Mit einem blitzartigen Schlag nähert dann das Weibchen sein Hinterende der Muschelöffnung, führt die Legeröhre ein und legt in einigen Sekunden bei einem Laichakt nur jeweils ein Ei ab, um dann wieder davonzuschwimmen. Man kann nach sofortiger Kontrolle der Muschel das Ei in der Kieme feststellen, wenn nur Muscheln eingesetzt werden, deren Kiemen frei von Fischeiern waren. Das Männchen macht zunächst nochmals vor der Eingangsöffnung der Muschel die gleiche Bewegung wie vor der Werbung und gibt dabei wiederum Sperma ab. Die Befruchtung der Eier findet in der Muschel statt.

Es wurden nun noch einige Gattenwahlversuche mit Bitterlingen durchgeführt, die zeigen sollten, von welchen Gesichtspunkten aus die Wahl getroffen wird. Es stellte sich heraus, daß die Länge der Legeröhre vom Männchen beachtet und daß ein Weibchen mit langer Legeröhre einem solchen mit mittellanger oder kurzer Legeröhre vorgezogen wird. Da nun wieder die Länge der Legeröhre das äußere Zeichen für den Grad der Laichreife ist, so ist eine gewisse Garantie gegeben, daß die Werbung von Erfolg begleitet sein wird. Interessant war es auch zu beobachten, wie sich z. B. ein neu hinzugesetztes Weibchen in einem Becken mit einer Gruppe eingelebter Bitterlinge fremd fühlte und in eine Ecke drückte, während die eingelebten Weibchen sich in einer Schar zusammenhielten und das Männchen bei der Muschel stand. Sehr bald holte sich dann das Männchen das neue gut laichreife Weibchen herbei, während die eingelebten Tiere mit mittellanger Legeröhre nicht mehr beachtet wurden.

Gattenwahlversuche in größerer Zahl, bei denen bald Männchen, bald Weibchen aus einer Gruppe einen Partner auswählen durften, stellte ich auch bei Stichlingen an. Dort spielt die Dicke des Leibes beim Weibchen als Reiz für das Männchen eine ähnliche Rolle wie beim Bitterlingsweibchen die Länge der Legeröhre. Man hat also bei meinen Versuchen den Eindruck, daß die Auswahl des Partners rein vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus stattfindet. Die sekundären Geschlechtsmerkmale, die äußerlich den Grad der Laichreife angeben, stellen gleichzeitig den Hauptreiz dar. Größe, Kraft und Schönheit, die wir vom menschlichen

Standpunkt aus als wesentlich auffassen, spielen offenbar bei diesen Fischen bei der Gattenwahl keine Rolle.

Literatur.

1. FLEISCHMANN u. KANN, Der Bitterling (*Rhodeus amarus* Bl.) als Testobjekt für weibliches Sexualhormon. Pflügers Archiv **230**, Heft 5/6. 1932.
2. GLASER u. HAEMPEL, Über das experimentell hervorgerufene Hochzeitskleid des kastrierten Fisches als Stigma einer Test- und Standardisierungsmethode des männlichen Sexualhormons. Pflügers Archiv **229**, Heft 1. 1931.
3. OSTERHAGE, K. H., Morphologische und physiologische Studien an Pigmentzellen der Fische. Z. mikr.-anat. Forsch. **30**, Heft 3/4. Leipzig 1932.
4. WUNDER, W., Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) während der Laichzeit (Kämpfe, Nestbau, Laichen Brutpflege). Z. Morphol. Ökol. **16**. Berlin 1930.
5. WUNDER, W., Experimentelle Erzeugung des Hochzeitskleides beim Ritterling (*Rhodeus amarus*) durch Einspritzung von Hormonen. Z. vergl. Physiol. **13**, Heft 4. Berlin 1931.

27. Herr Dr. O. MATTES (Marburg):

Experimentelle Untersuchungen über die Zwischenwirtsfrage von *Dicrocoelium lanceatum*.

(Vortrag und Demonstration.)

Von den beiden häufigsten einheimischen Leberegelarten, dem großen Leberegel *Fasciola hepatica* und dem Lanzettegel *Dicrocoelium lanceatum*, kannte man bisher nur den Entwicklungsgang des ersteren. Bereits durch die Untersuchungen von LEUCKART und THOMAS Ende des vorigen Jahrhunderts ist seine Larvenentwicklung, sein Zwischenwirt und die Infektionsweise beim Zwischen- und Endwirt in den wesentlichen Zügen bekannt geworden. Dagegen führten zahlreiche Untersuchungen beim Lanzettegel zu keinem Ergebnis. Die Tatsache, daß dieser Parasit in denselben Wirtstieren und im gleichen Organ, häufig gleichzeitig mit der anderen Art vorkommt, führte naturgemäß zu der Vermutung, daß die Larvenentwicklung und die Übertragung in ähnlicher Weise wie beim großen Leberegel vor sich gehe und die gleiche oder eine in der Lebensweise ähnliche Wasserschneckenart als Zwischenwirt in Frage käme. Diese, wie es sich nun herausgestellt hat, irrtümliche Auffassung, hat viel dazu beigetragen, daß die »Lanzettegelfrage« solange ungelöst blieb.

Schon LEUCKART hatte beobachtet, daß die Miracidien des Lanzettegels im Gegensatz zu denen des großen Leberegels im Wasser nicht aus der Eihülle ausschlüpfen, auch nicht im Darm von Wasserschnecken, wenn sie von diesen mit der Nahrung aufgenommen werden. Im Darm einiger Landschnecken dagegen

schlüpfen zwar die Miracidien, starben aber bald darauf ab, so daß sich über die weitere Entwicklung nichts feststellen ließ.

Erst in neuerer Zeit konnten besonders durch Untersuchungen von NÖLLER (1929, 1932), VOGEL (1929) und HENKEL (1931) bemerkenswerte Fortschritte in der Lanzettegelfrage erzielt werden, allerdings ohne daß man zu einem befriedigenden Endergebnis gelangte. Die wichtigsten Ergebnisse dieser eingehenden Untersuchungen waren kurz folgende:

1. Der Zwischenwirt des Lanzettegels ist nicht unter den im Wasser oder in feuchten Niederungen lebenden Schnecken zu suchen, sondern unter Bewohnern trockener Höhenlagen.

2. Als Zwischenträger kommen höchstwahrscheinlich eine ganze Reihe von kalkliebenden Landgehäuseschnecken in Frage, vor allem *Zebrina* (*Buliminus*) *detrita* und *Helicella* (*Xerophila*)-Arten.

3. Eine in solchen Schnecken vorkommende, schon länger unter dem Namen *Cercaria vitrina* (v. LINSTOW 1887) bekannte Trematodenlarve ist vermutlich die Lanzettegel-Cercarie.

Eine ganze Reihe von Versuchen, die die Bestätigung dieser Vermutungen und damit die endgültige Klärung der Lanzettegelfrage zum Ziel hatten, verliefen jedoch ergebnislos. Vergeblich versuchte man sowohl einige der verdächtigen Schnecken durch Verfütterung von Lanzettegeleiern künstlich zu infizieren als auch beim Endwirt durch Verfüttern der *Cercaria vitrina* eine Lanzettegelfektion zu erreichen.

Nur von einem Autor (CAMERON 1931) wird das Gelingen eines Versuches mitgeteilt. Aus den sehr kurzen Angaben ist jedoch nicht zu ersehen, ob tatsächlich eine künstliche Infektion vorlag. Der Entwicklungsverlauf wurde offenbar nicht kontrolliert, und somit konnte wohl auch eine Täuschung durch möglicherweise schon vorher erfolgte Naturinfektionen nicht mit Sicherheit ausgeschaltet werden. Der in Aussicht gestellte, bisher noch nicht erschienene ausführliche Bericht könnte hier erst Klarheit schaffen.

In den Jahren 1929 bis 1931 wurde von HENKEL auf meine Anregung hin eine Untersuchung durchgeführt, von deren Ergebnissen für meine nachfolgenden Untersuchungen besonders wertvoll waren die Feststellungen über das Verhalten der Lanzettegeleier gegenüber verschiedenen Außenbedingungen und das Verhalten der im Darm von Landschnecken ausgeschlüpfen Miracidien.

Im April vorigen Jahres begann ich meine Untersuchung zunächst draußen im Gelände mit dem Studium der Lebensweise der drei in erster Linie in Frage kommenden Schnecken *Zebrina detrita*, *Helicella ericetorum* und *candidula*. Die dabei gesammelten Erfahrungen versuchte ich alsbald bei der Haltung dieser Schnecken im Laboratorium zu verwerten. Es zeigte sich, daß diesen Kalkschneckenarten kaum die den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Lebensbedingungen in den üblichen Laboratoriumsbehältern geboten werden können. Zwar lassen sie sich sehr lange in Gläsern, Käfigen usw. lebend erhalten. Über kurz oder lang verfallen sie aber in eine Art Schlafzustand. Eine regelmäßige Nahrungsaufnahme unterbleibt, normale Wachstums- und Fortpflanzungserscheinungen sind nicht zu beobachten. Eine Entwicklung der Lanzettegelmiracidien in solchen im Laboratorium gehaltenen Schnecken fand ebenso wenig wie bei den früheren Versuchen anderer Autoren statt. Erst bei einer allmählichen Entwicklung der Versuchsanordnung, vor allem nachdem im Institutsgarten besonders hergerichtete Versuchsfelder zur Schneckenhaltung benutzt wurden, gelang es den Schnecken hinreichend natürliche Lebensbedingungen zu bieten. Bei der Gartenhaltung wurden dann auch die ersten gelungenen künstlichen Infektionen festgestellt.

Um die Untersuchung nicht zu sehr zu komplizieren, beschränkte ich mich bei den Infektionsversuchen zunächst auf diejenige Schneckenart, die hinsichtlich der Haltung die geringsten Schwierigkeiten machte, nämlich auf *Helicella ericetorum*. Bei dieser Art wurden in einzelnen Versuchsgruppen bis zu 100% Infektionen erzielt. Die Schnecken wurden in $\frac{1}{2}$ bis 1 qm großen Versuchsfeldern, die mit feinem Maschendraht umspannt waren, gehalten.

Zur Infektion wurden nicht, wie bei den meisten früheren Versuchen, ganze bzw. zerriebene Egel verfüttert, da möglicherweise die noch im Wurmkörper befindlichen Eier (auch die kurz vor der Ausstoßung stehenden) noch nicht die Vollreife besitzen. Neben Eiern aus dem Kot befallener Schafe wurden zu den Versuchen fast ausschließlich die Eier aus den Gallenblasen stark infizierter Schafe und Rinder benutzt, da diese sich leicht in der nötigen Menge beschaffen lassen. Die Eier wurden in Wasser aufgeschwemmt und diese Aufschwemmung mittels eines Zerstäubers über den Versuchsfeldern vernebelt, so daß alle Pflanzenteile und der Boden mit einem gleichmäßigen feinen Belag von Eiern bedeckt wurde. Bei der Aufnahme der Nahrung, gleich welcher Art

diese war, mußten die Eier mit in den Darm der Schnecken gelangen.

Die Versuchsschnecken wurden monatelang bis in den Winter hinein anfangs stündlich, dann täglich und später in etwas längeren Zeitabschnitten untersucht. Und zwar wurde jedesmal eine Anzahl geöffnet und zunächst lebend untersucht, sodann zur späteren Schnittuntersuchung konserviert. Nur durch die sorgfältige histologische Untersuchung gelang es, die außerordentlich kleinen Anfangsstadien aufzufinden.

An Hand der sehr zahlreichen Einzeluntersuchungen ergab sich schließlich folgende Entwicklungsreihe:

Die im Vorderdarm schlüpfenden Miracidien gelangen teils aktiv mit Hilfe ihrer Wimpern, teils passiv mit dem Darminhalt in das Lumen der Mitteldarmdrüse. Dort bohren sie sich unter Benutzung ihres Bohrapparates zwischen den Drüsenzellen hindurch und wandern dann noch eine mehr oder weniger große Strecke, ehe sie zur Ruhe kommen in dem zwischen den einzelnen Drüsenteilen befindlichen Zwischengewebe.

In diesem Zwischengewebe können sie bis zu mehreren Wochen, ohne sich wesentlich zu verändern, verbleiben. Meistens jedoch zeigen sich schon in den ersten Tagen nach dem Eindringen Veränderungen an den Kernen und eine Größenzunahme. Die zunächst sehr kleinen ($20 \times 25 \mu$) »Jungsporocysten« wachsen langsam zu einem »Gewebekomplex« heran, der bei zunehmendem Alter sich immer mehr von dem sonst gewohnten Bild einer Sporocyste entfernt, da die äußere Begrenzung immer undeutlicher wird und infolgedessen die Grenze zwischen Parasiten- und Wirtsgewebe häufig kaum feststellbar ist.

Schon sehr frühzeitig erkennt man in diesen »Sporocysten I. Ordnung« eine deutliche Sonderung in vegetative Kern- bzw. Zellelemente und in Keimzellen bzw. Keimballen. Die anfangs kugeligen Keimballen wachsen schließlich in die Länge und werden zu Sporocysten II. Ordnung. Während des Heranwachsens dieser Sporocystengeneration findet eine allmähliche Degeneration des Muttersporocystengewebes statt. In späteren Entwicklungsstadien ist meistens kaum mehr etwas von diesem Gewebe nachweisbar.

Die Sporocysten II. Ordnung besitzen im Gegensatz zu denen I. Ordnung eine normale Form. In ganz jungen Entwicklungsstadien tritt in ihrem Innern eine deutlich abgegrenzte Leibeshöhle auf, in der die später zu Cercarien sich entwickelnden Keimzellen

zu liegen kommen. Die älteren Sporocysten erinnern in ihrem Bau etwas an den von Redien. Dieser Eindruck wird vor allem durch das besonders muskulöse, bewegliche Vorderende hervorgerufen. Von der Spitze des Vorderendes führt ein feiner Kanal nach innen bis zur Leibeshöhle. Nicht selten läßt sich beobachten, daß die reifen Cercarien auf diesem Wege nach außen gelangen. Eine dem Darm der Redien gleichzusetzende sackförmige Bildung ist nicht nachweisbar. Ob der vorhandene Kanal als eine rudimentäre, dem Darm der Redien entsprechende Bildung aufzufassen ist oder ob es sich nur um eine besondere Art von Geburtsöffnung handelt, möchte ich vorläufig nicht entscheiden.

Ein Vergleich der geschilderten Entwicklungsstadien mit solchen der *Cercaria-vitrina*-Sporocysten, wie sie aus den in der Natur infiziert angetroffenen Schnecken isoliert wurden, ergab, daß beide morphologisch übereinstimmen.

Es ist somit gelungen, erstmalig eine Entwicklungsreihe vom Lanzettegelei bis zur Cercarienbildung lückenlos zu verfolgen und gleichzeitig die Zugehörigkeit der *Cercaria vitrina* zum Lanzettegel festzustellen. Von dem bisher gänzlich unbekannten Entwicklungsgang bleibt also nur noch der Endabschnitt aufzuklären, vor allem der Invasionsvorgang beim Endwirt. Entsprechende Versuche sind bereits begonnen worden. Die ausführliche Darstellung der oben nur kurz angedeuteten Befunde erscheint in der Zeitschrift für Parasitenkunde.

Demonstration.

Zur Ergänzung der oben gemachten Angaben über die Entwicklungsstadien des Lanzettegels im Zwischenwirt wurde eine Anzahl von mikroskopischen Schnitt- und Totalpräparaten aufgestellt, die vom eben eingewanderten Miracidium alle wichtigen Stadien der Entwicklung bis zur Cercarie zeigten. Außerdem wurden die wichtigsten Überträgerschnecken demonstriert.

Literatur.

- CAMERON, T. W. M., Experimentalinfection of Sheep with *Dicrocoelium dedriticum*. J. of Helminth. **9**, 1931.
 HENKEL, H., Untersuchungen zur Ermittlung des Zwischenwirts von *Dicrocoelium lanceatum*. Z. Parasitenk. **3**, 1931.
 LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen. 2. Aufl., Bd. 1, 2. Abt. 1886-1901.
 NÖLLER, W., Weitere Untersuchungen über Parasitenbefunde bei Landschnecken von Thüringer Schafweiden in einem Lanzettegelgebiete. SB. Ges. nat. Freunde, Berlin 1932. (Weitere Arbeiten dieses Autors hier angegeben.)
 VOGEL, H., Beobachtungen über *Cercaria vitrina* und deren Beziehung zum Lanzettegelproblem. Arch. f. Schiffs- u. Tropenhygiene **33**, 1929.

28. Herr Prof. E. BRESSLAU (Köln):

Die neue Mikro-Zeitlupe zur mikroskopischen Analyse schneller Bewegungsvorgänge.

(Mit 7 Abbildungen.)

Schon bei meinen ersten mikrokinematographischen Aufnahmen der Tektinausscheidung bei Ciliaten¹ entstand in mir der Wunsch, diesen und andere ähnlich rasch ablaufende Vorgänge bei niederen Organismen durch Filmaufnahmen mit hoher Frequenz einer genaueren Analyse zugänglich zu machen. An die Verwirklichung dieses Planes konnte ich aber erst vor kurzer Zeit herantreten, nachdem andere, mir inzwischen zugefallene dringlichere Aufgaben erledigt waren.

Für mikrokinematographische Aufnahmen mit hoher Frequenz waren bisher vornehmlich Apparate im Gebrauch, die nach dem »Bildgreiferprinzip« arbeiten, das auch den gewöhnlichen Filmaufnahmeapparaten zugrunde liegt. Solche Apparate, die in Deutschland von den Askania-Werken (Berlin), in Frankreich von der Firma Debie (Paris) hergestellt werden, gestatten aber nur die Aufnahme von 180–200, im Höchsthalle von 240 Bildern in der Sekunde (B/sec). Weiter läßt sich die Bildzahl, wie leicht einzusehen, mit derartigen Apparaten nicht steigern, weil hier der Film bereits bei der Aufnahme von etwa 200 B/sec bis nahe an die äußerste Grenze seiner Reißfestigkeit beansprucht wird, da er ja von dem Transportmechanismus in der Sekunde 200mal weiterbewegt und ebensooft wieder angehalten werden muß.

Wenn nun Vorgänge, wie ich sie untersuchen wollte, schätzungsweise in $\frac{1}{100}$ Sekunde oder noch schneller verlaufen², so ist klar, daß zu ihrer Analyse Apparate mit derart geringer Bildfrequenz nicht genügen. Wesentlich höhere Bildzahlen lassen sich mit Einrichtungen erzielen, die nach dem Zentrifugenprinzip arbeiten, etwa in der Art, daß das vergrößerte Bild des Objekts mit Hilfe eines zentral aufgestellten, intermittierend durch eine Funkenstrecke erleuchteten Mikroskops auf einen Filmstreifen projiziert wird, der an der Peripherie einer rotierenden Scheibe angebracht ist. Bei dieser Anordnung hängt die Bildzahl pro Sekunde nur von der Umlaufgeschwindigkeit der Scheibe und der Belichtungsintensität der Funkenstrecke ab, die soweit ge-

¹ Der Film wurde 1921 auf der Zoologenversammlung in Göttingen vorgeführt. Siehe Verhdt. D. Zool. Ges. **26**, 37. 1921.

² Für den Hinschlag bei der Wimperbewegung hat W. LUDWIG (Z. Vergl. Physiol. **13**, 404. 1930) die Schlagdauer auf etwa $\frac{1}{120}$ Sekunde berechnet.

steigert werden können, daß mehrere tausend, ja zehntausend Aufnahmen/sec möglich sind. Aber die Bildstreifen, die man auf diese Weise herstellen kann, sind nur ganz kurz, höchstens von der Länge des Umfangs der rotierenden Scheibe, weshalb eine Apparatur nach diesem Prinzip für die von mir beabsichtigten Untersuchungen von vornherein nicht in Frage kommen konnte.

Weitere Ausschau nach technischen Einrichtungen, die für meine Zwecke dienlich sein könnten, machte mich dann mit der von der Zeiss-Ikon A.-G. in Dresden hergestellten »Zeitlupe Modell 2«¹ bekannt. Bei diesem Apparat (Abb. 1, 2), der mit

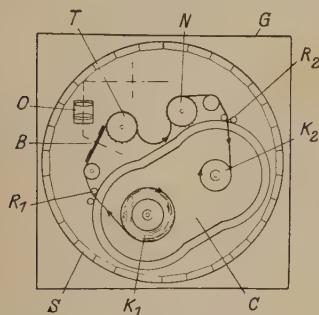


Abb. 1. Zeitlupe, Schema der Filmführung. Erklärung im Text.

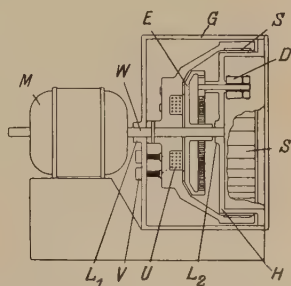


Abb. 2. Zeitlupe, Schema des Bewegungsmechanismus. Erklärung im Text.

neuen Mitteln (Innenspiegelkranz nach THORNER² nach dem alten, schon dem Stroboskop zugrunde liegenden Prinzip des optischen Ausgleichs der Bildwanderung arbeitet, ist in einem Gehäuse *G* (Abb. 1) ein Spiegelkranz *S* angeordnet, dessen dreißig Spiegel ihre Reflexionsflächen nach innen kehren. Innerhalb des Spiegelkranzes liegt die etwa 60 m Film fassende Filmkassette *C*, die sowohl zur Aufnahme des frischen wie des belichteten Films dient. Der unbelichtete Film ist auf den Kern *K*₁ aufgewickelt und bewegt sich bei der Aufnahme, von der Transporttrommel *T* gezogen, kontinuierlich durch einen Filmkanal über die Führungsrolle *R*₁ nach dem Bildfenster *B*, von hier unter Bildung einer Beruhigungsschleife zu der Nachwickeltrommel *N* und dann weiter durch die Führungsrollen *R*₂ wieder in die Kassette hinein zu dem Aufwickelkern *K*₂. Die einfallenden Lichtstrahlen gelangen, nachdem sie eine die Scharfeinstellung des Objektes ver-

¹ H. JOACHIM, Die neue Zeitlupe. *Kinotechnik* 17, 7–19. 1930.

² W. THORNER, Der optische Ausgleich durch Vielkantinnenspiegel. *Kinotechnik* 17, 3–6. 1930.

mittelnde Vorsatzlinse passiert haben, in ein Eintrittsprisma (Abb. 3P), das sie nach dem rotierenden Spiegelkranz ablenkt, von wo aus sie in das Objektiv *O* reflektiert werden. Zwischen Objektiv *O* und Bildfenster *B* liegt ein in Abb. 1 nicht eingezeichnetes Prisma, das den Strahlengang aus der Richtung der Objektivachse nach dem Film im Bildfenster zu bricht. Aus dem schematischen Längsschnitt in Abb. 2 ergibt sich ferner, daß der Innenspiegelkranz *S* innerhalb des Gehäuses *G* fest mit der Hauptachse *W* des Apparates verbunden ist. Diese ist wiederum mit dem Antriebsmotor *M* gekuppelt. Zugleich ist auf ihr noch die mit Innenverzahnung versehene Kupplungsscheibe *E* gelagert, in welche die Zahnräder zum Antrieb der Transporttrommeln *D* eingreifen. Die Scheibe *E* kann elektromagnetisch mit dem Spiegelkranz *S* fest gekuppelt werden. Durch diese sinnreiche Anordnung ist es möglich, zunächst allein den Spiegelkranz, der die größere Masse darstellt, mit Hilfe des Elektromotors *M* auf die der gewünschten Bildzahl entsprechende Tourenzahl zu bringen, ohne daß hierbei der Film mitläuft und unnütz verbraucht wird. Erst in dem für die Aufnahme gewünschten Augenblick wird der Strom für die elektromagnetische Kupplung eingeschaltet, worauf auch das den Film transportierende Getriebe mitläuft und damit die Aufnahme bewirkt. Da es einen Augenblick dauert, bis die Kupplung zwischen dem Filmgetriebe und dem Spiegelkranz völlig starr ist, entstehen zunächst »Schlupf« verwischte Bilder, die aber rasch schärfer und schließlich vollkommen scharf werden, sowie sich der optische Ausgleich zwischen den einzelnen Spiegeln des Spiegelkranzes und den jeweils von ihnen zu belichtenden Filmstücken eingestellt hat. In der normalen Ausführung läßt sich mit dem Modell 2 der Zeitlupe eine Aufnahmefrequenz bis zu 1500 B/sec erreichen.

Es galt nun, diese Zeitlupe, die bisher nur für makroskopische, vorwiegend industrielle und technische Aufnahmen Verwendung gefunden hatte, auch für Untersuchungen mit dem Mikroskop benutzbar zu machen. Theoretisch erschien mir eine solche Kombination nicht aussichtslos, und auch Herr Kollege STORCH, mit dem ich die Frage bei einem Besuch in Graz ausführlich durchsprechen konnte, bestärkte mich auf Grund seiner großen, mikrokinoematographischen Erfahrungen in dieser Überzeugung. Durchführbar wurde der Versuchsgedanke aber erst, als sich auch die Zeiss-Ikon A.-G. nach längeren Verhandlungen meiner Ansicht anschloß. So entstand aus der sich jetzt über drei Semester er-

streckenden Zusammenarbeit dieser Gesellschaft mit mir die Mikro-Zeitlupe, die ich Ihnen heute demonstrieren möchte.

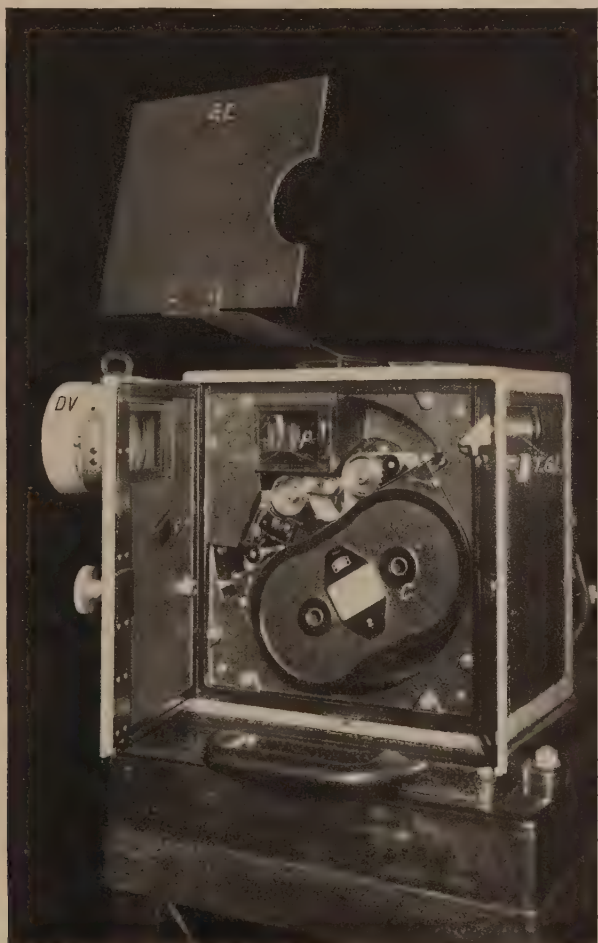


Abb. 3. Zeitlupe, geöffnet. (*BE*) Bildebene-Schirm hochgeklappt; *C* Filmkassette; *DV* Doppel-Vorsatzlinse; *P* Eintrittsprisma. *TGL* Tubus zum Einführen der Glühlampe.

Zunächst sei auf Abb. 4 verwiesen, die schematisch einen Überblick über die Anordnung der ganzen Apparatur liefert. Man erkennt daraus, daß sie sich aus drei durch größere Abstände voneinander getrennten Einheiten zusammensetzt, nämlich aus (von links nach rechts): 1. einer Bogenlampe als Lichtquelle, 2. einem

Arbeitstisch für den Beobachter am Mikroskop und 3. der Zeitlupe als Aufnahmeapparat (vgl. auch Abb. 5).

Ad 1. Als Lichtquelle wurde nach verschiedenen Versuchen mit anderen Bogenlampen die Hochleistungslampe »Artisol 75« der Zeiss-Ikon-Werke gewählt, die von dieser Gesellschaft für die Filmvorführungen der großen Lichtbildtheater konstruiert worden ist. Die Lampe liefert bei Verwendung verkupfter Kohlen (Positivkohle 11 mm, Negativkohle 8 mm Durchmesser) und einer Betriebsstromstärke von 75 Ampère Gleichstrom ein Licht von

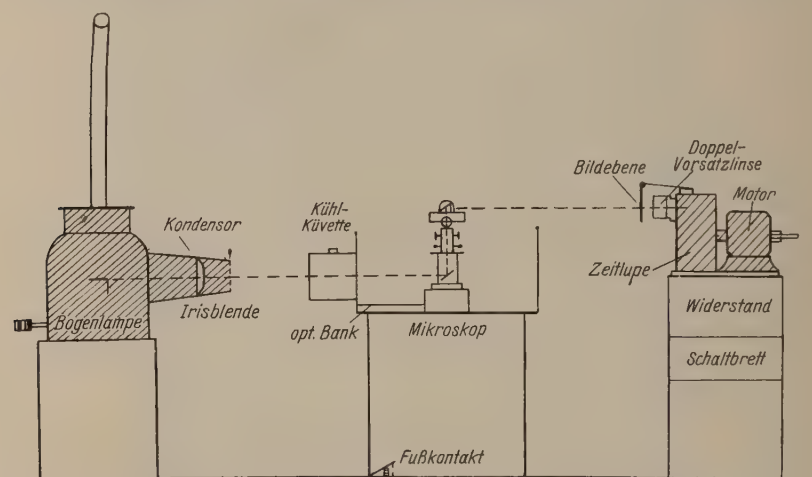


Abb. 4. Schema der Apparatur für mikroskopische Aufnahmen mit der Zeitlupe (»Mikrozeitlupe«).

außerordentlicher Helligkeit bei ungemein geringer Wärmestrahlung, so daß eine am Mikroskoptisch vorgeschaltete große Kühlküvette genügt, um die zu untersuchenden Objekte vor schädlicher Erwärmung zu schützen. Allerdings wurde die Lampe für unsere Zwecke gegenüber dem normalen Typ, der als Spiegelbogenlampe ausgebildet ist, durch Fortlassen des Parabolspiegels abgeändert, da es sich als vorteilhaft erwies, die Lichtstrahlung der positiven Kohle durch einen geeigneten Kondensor unmittelbar auf dem Spiegel des Mikroskops abzubilden. Von dem Fortfall des Parabolspiegels und der dadurch bedingten abweichenden Anordnung des Kondensors abgesehen, entspricht aber die Lampe sonst ganz der von den Zeiss-Ikon-Werken darüber veröffentlichten Beschreibung, so daß man sich aus dieser über alle weiteren technischen Einzelheiten, die sie auszeichnen (automa-

tischer Kohlennachschub, Blasmagnet zur Ruhigstellung des Lichtbogens, Krater-Reflektor) unterrichten kann.

Ad 2. Wie Abb. 4 erkennen läßt, wird der Lichtbogen der Lampe auf dem etwa $1\frac{1}{2}$ m davon entfernten Mikroskopspiegel

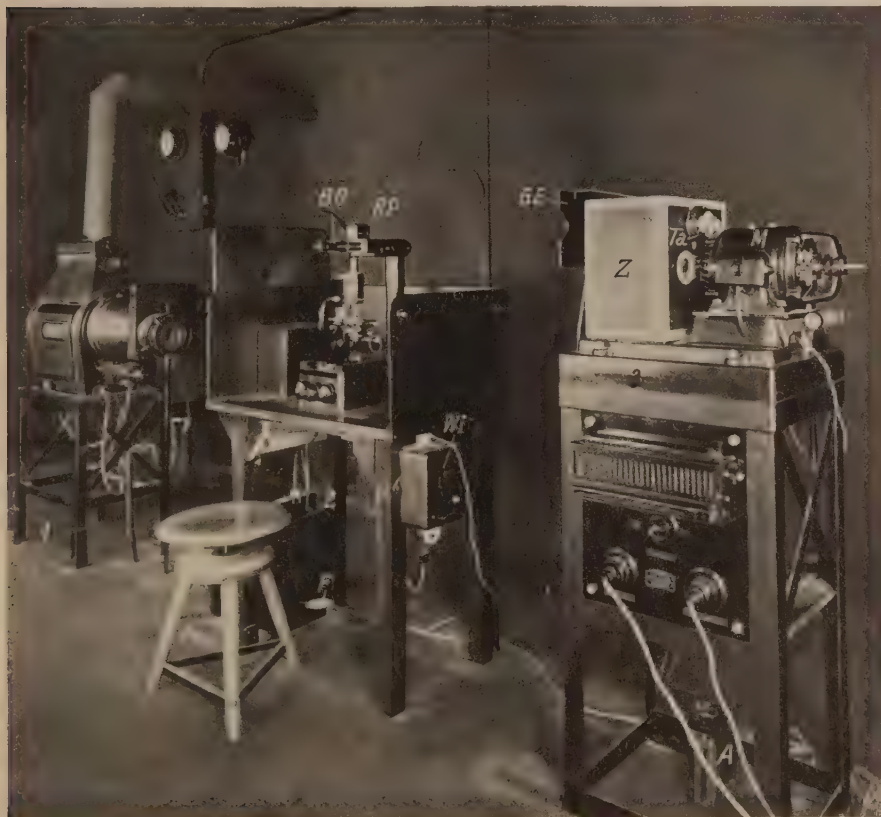


Abb. 5. Gesamtansicht der Mikrozeitlupe. (1) Bogenlampe; (2) Arbeitstisch mit Mikroskop; (3) Tisch für Zeitlupe (Z) und Motor (M). (A) Akkumulator für die Glühlampe zur Zeitregistrierung; (BE) Bildebene-Schirm; (BO) Beobachtungsookular; (F) Fußkontakt; (RP) Reflexionsprisma; (Ta) Tachometer; (Wi) Widerstand für die Hilfsbeleuchtung (Niedervoltlampe).

abgebildet. Zwischen der vorgeschalteten Kühlkuvette und dem auf einem erhöhten Block des Arbeitstisches in einer Führung mit Anschlag einzuschiebenden Mikroskop befindet sich eine optische Bank, auf der im Bedarfsfalle Reiter mit Hilfsapparatur (Spiegel für Beleuchtung von oben, Lichtfilter usw.) aufgesetzt werden können. Außerdem trägt sie einen ausklappbaren Spiegel, der bei nicht arbeitender oder abgeblendeter Bogenlampe das

Licht einer als Hilfsbeleuchtung einschaltbaren Niedervoltlampe auf den Mikroskopspiegel wirft. Über dem Mikroskop (Carl Zeiss, Jena) befindet sich auf dem horizontalen Schenkel eines dem Arbeitstisch fest aufsitzenden Traggestells ein total reflektierendes Prisma (Abb. 5, *RP*), das den Strahlengang der Zeitlupe zuleitet. In den Strahlengang ist ferner ein Beobachtungsookular (*BO*) eingeschaltet, das das von der Zeitlupe aufzunehmende Bild zu kontrollieren und scharf einzustellen gestattet, wobei zugleich durch einen quergestellten, verschieblichen Graukeil die Helligkeit des Gesichtsfeldes nach Bedarf reguliert werden kann. Im übrigen bietet der Tisch, auf dem sich das Mikroskop befindet, noch genügend Platz zum Unterbringen etwa benötigter anderer Gegenstände (optisches Zubehör, Präparierinstrumente usw.). Der vor ihm sitzende Beobachter spürt wegen des großen Abstandes und der vorzüglichen Isolierung der Bogenlampe so gut wie nichts von deren Wärme, ebensowenig wird er durch die gleichfalls in erheblichem Abstand arbeitende Zeitlupe gestört. Besonders letzterer Umstand bildet einen erheblichen Vorteil gegenüber den Einrichtungen nach dem Bildgreiferprinzip, bei denen Aufnahmeapparat und Mikroskop eng verbunden oder so benachbart sind, daß sich der Operateur mit dem Auge am Beobachtungsookular dauernd dicht an dem bei hohen Frequenzen bis an die Grenze seiner Leistungsfähigkeit beanspruchten Aufnahmeapparat befindet.

Ad 3. Auch die Zeitlupe wurde gegenüber dem gewöhnlichen Typ etwas abgeändert. Sie ist in unserer Apparatur mit einem Motor (Abb. 5, *M*) ausgestattet, der maximal statt 1500 nur 1000 B/sec aufzunehmen gestattet. Über diese Bildhöchstzahl hinauszugehen, schien mir für meine Zwecke nicht erforderlich; andererseits ist bei dem langsamer arbeitenden Motor die Gefahr eines Zerreißens des Films und eines möglicherweise dabei entstehenden Brandes erheblich herabgesetzt. Wird doch der Film bereits bei 1000 B/sec mit einer Geschwindigkeit von 72 Stundenkilometern³ an dem Bildfenster der Zeitlupe vorbeibewegt! — Die gewöhnliche Zeitlupe ist ferner zur Aufnahme von Objekten bestimmt, die von ihr 1 m bis ∞ entfernt sind. In unserer Einrichtung dagegen, bei der nicht das Objekt selbst, sondern die von ihm durch das Mikroskop erzeugte, vergrößerte reelle Abbildung aufgenommen werden soll, mußte, um diese Abbildung

³ Da 1 m Film etwa 50 Bilder aufnimmt, erfordern 1000 Bilder eine Filmbewegung von 20 m/sec.

nicht nachträglich wieder stark zu verkleinern, die Objektebene (Bildebene, Abb. 4) bis dicht an das Eintrittsprisma der Zeitlupe verlegt werden, was die Berechnung einer besonderen Doppelvorsatzlinse zur Scharfeinstellung des mikroskopischen Bildes auf dem Film erforderlich machte. Andererseits mußte, um die Zeitlupe von ihrer dem Mikroskop zugekehrten Vorderseite aus mit

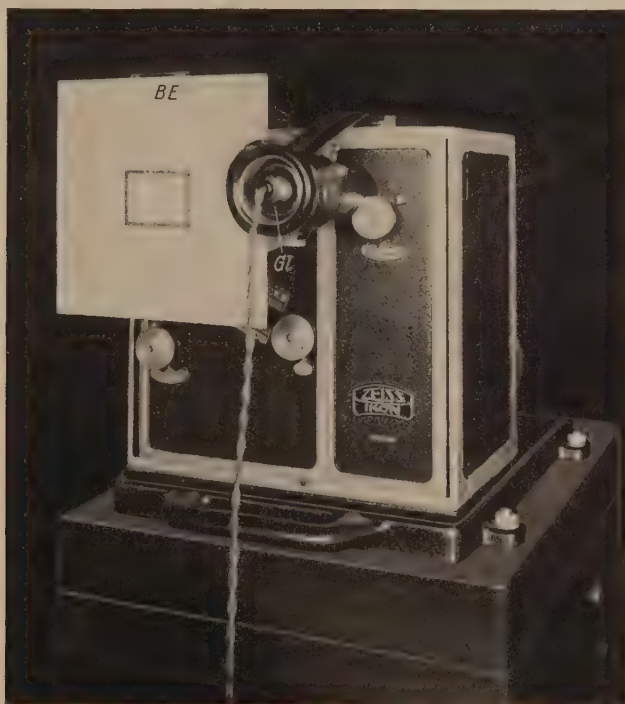


Abb. 6. Zeitlupe geschlossen. (BE) Bildebene-Schirm herunter geklappt; (GL) Glimmlampe für die Zeitregistrierung eingeschoben.

der Filmkassette beschicken zu können, zwischen Arbeitstisch und Zeitlupengestell ein gewisser Mindestabstand bleiben, der seinerseits wieder dazu nötigte, das mikroskopische Bild nur mit dem Objektiv, unter Verzicht auf nochmalige Okularvergrößerung zu entwerfen. Die Mikrozeitlupe arbeitet also gewissermaßen wie ein mikrophotographischer Apparat (ohne Okular), dessen Mikroskop eine gegenüber der normalen gewaltig — in unserer Anordnung auf 1022 mm — vergrößerte Tubuslänge besitzt. Alle Mikroskop-Objektive, die zu Aufnahmen mit der Mikro-Zeitlupe

verwandt werden sollen, müssen daher für diese Tubuslänge korrigiert werden. Um unabhängig von der Kontrolle am Beobachtungsookular das aufzunehmende Bild auch objektiv auf beste Helligkeit und Schärfe prüfen zu können, läßt sich auf der Oberseite der Zeitlupe ein Halter mit einem quadratischen weißen Schirm (Abb. 6, *BE*) einschieben, der genau senkrecht in der Bildebene herunterhängt und erst unmittelbar vor der Aufnahme hochgeklappt wird (Abb. 3, *BE*). Ein ähnlicher in Abb. 4 nicht eingezeichneter Halter trägt seitlich davon das Zeitsignal, bestehend aus einer, ihren Strom aus einem Akkumulator (Abb. 5, *A*) beziehenden, von einer gleichfalls elektrisch angetriebenen Stimmgabel (50 Schwingungen/sec) gesteuerten Glimmlampe (Abb. 6, *Gl*), die durch einen Tubus (Abb. 3, *TGl*) lichtdicht so in die Zeitlupe eingeführt wird, daß ihr Funke genau auf den Perforationsrand des Filmes fällt. Die entwickelten Filmstreifen zeigen daher auf ihrem sonst unbelichtet bleibenden Rand dunkle Striche, deren Längen und Abstände der jeweiligen Bildfrequenz entsprechen und immer ein Zeitintervall von $\frac{1}{50}$ Sekunde markieren.

Die Arbeit mit der Mikro-Zeitlupe vollzieht sich folgendermaßen:

Zunächst wird die Zeitlupe mit der geladenen Filmkassette beschickt und unter Benutzung der Hilfsbeleuchtung festgestellt, welche Optik (Objektiv, Kondensor) für die herzustellende Aufnahme am geeignetsten ist. Dann wird unter Entfernung des Objektes vom Kreutztisch bei eingeschalteter Bogenlampe die optimale Spiegelstellung und Kondensor-Zentrierung geprüft und darauf der Motor der Zeitlupe eingeschaltet und mit Hilfe des am Schaltbrett der Zeitlupe angebrachten Regulierwiderstandes auf diejenige Tourenzahl gebracht, die der gewünschten, an einem Tachometer (Abb. 5, *Ta*) unmittelbar abzulesenden Bildfrequenz entspricht. Nachdem derart Bogenlampe und Zeitlupenspiegelkranz in Tätigkeit gesetzt sind, bringt der Operateur das Objekt wieder auf den Kreutztisch des Mikroskops und beobachtet es solange, bis der für die Aufnahme günstige Zeitpunkt gekommen ist. In der der Aufnahme vorhergehenden Zeit kann u. U. auch ein Assistent das Bild auf dem herunterklappbaren Schirm in der Bildebene der Zeitlupe mitbegutachten. Im Augenblick der Aufnahme selbst hat dann der Operateur am Mikroskop nichts anderes zu tun, als mit dem Fuß einen unter dem Arbeitstisch (Abb. 4, Abb. 5, *F*) links unten angebrachten Kontakthebel niederzutreten, der die elektromagnetische Einkupplung des Filmetriebes aus-

löst. Damit wird die Aufnahme bewirkt, ohne daß der Beobachter genötigt ist, seine Hände auch nur einen Augenblick von den am Mikroskop zu bedienenden Schrauben der Feineinstellung oder des Kreutztisches zu entfernen. Es versteht sich von selbst, daß mit dem Fußkontakthebel für die Filmeinkupplung auch beliebige andere Schalteinrichtungen kombiniert werden können, so daß es z. B. möglich ist, den Film gleichzeitig mit irgendeiner Reizsetzung, etwa der elektrischen Reizung einer Muskelzelle in Betrieb zu setzen.

Bei der Güte der Lichtquelle ist die Leistungsfähigkeit der Mikro-Zeitlupe bis zu 1000 B/sec für die Aufnahme günstiger Objekte im Hellfeld voll ausnützbar, zumal wenn man erstklassiges Filmmaterial, etwa den Agfa-Superpanfilm mit einer Empfindlichkeit von 32°-Scheiner verwendet. Beispielsweise gelang eine Probeaufnahme des schlagenden Daphnienherzens mit 900 B/sec gleich beim ersten Versuch, soweit die Durchbelichtung des Filmes in Frage kommt. Aber auch bei Dunkelfeldbeleuchtung lassen sich mit der Mikro-Zeitlupe Aufnahmen von einer Frequenz herstellen, die mit Apparaten nach dem Bildgreiferprinzip überhaupt nicht erreichbar ist. So konnte ich von *Colpidium* und anderen Ciliaten im Dunkelfeld bis zu 350 gut durchbelichtete Bilder in der Sekunde erzielen, von Trypanosomen bis zu 80 B/sec.

Um mich mit der Handhabung der Apparatur für Forschungszwecke gründlich vertraut zu machen und zugleich für mancherlei Einzelheiten ihrer Anordnung die beste technische Lösung zu finden, habe ich als erste Aufgabe die Untersuchung des Wimper-schlages vorgenommen, weil hierzu bereits gute Vorarbeiten vorliegen, während andere Probleme, wie etwa die Frage nach den Vorgängen bei der Tektinabscheidung oder bei der Entladung der Nesselkapseln in völliges Beobachtungs-Neuland geführt hätten. Als Untersuchungsobjekt wählte ich *Fabrea salina* Henneguy, einen zu den Heterotrichen gehörenden, marinen Ciliaten, der in *Artemia*-Kulturen des Instituts massenhaft aufgetreten war und mir wegen der starken Lichtbrechung seiner Wimpern im Bereich der adoralen Wimperspirale besonders geeignet für die Beobachtung des Cilienschlages erschien. Ich habe bis jetzt im ganzen 16, meist kurze (4–5 m), z. T. auch längere (bis 25 m) Filme von diesem Objekt aufgenommen und anfangs fast aus jeder Aufnahme die Anregung zu Verbesserungen an dem einen oder anderen der vielen Einzelteile der Apparatur oder zur Vervollkommenung ihrer Zentrierung und richtigen Handhabung gewonnen. Auf Grund

dieser Erfahrungen kann die Konstruktion der Mikro-Zeitlupe jetzt wohl als im wesentlichen abgeschlossen bezeichnet werden.

Was sie leistet, möchte ich Ihnen an einem Film vorführen, in dem drei der oben erwähnten 16 Aufnahmen vereinigt sind. Auf eine wissenschaftliche Auswertung dieser Aufnahmen muß allerdings im Rahmen dieses technischen Vortrages verzichtet werden. Immerhin werden Sie aus dem Film ersehen, daß er die Ergebnisse der modernen Untersuchungen des Wimperschlages, die nur durch mühevollen, subjektiven und kaum demonstrierbaren Einzelbeobachtungen mit sehr subtilen Methoden gewonnen wurden, in einer für jedermann ohne weiteres erkennbaren Weise bestätigt. Wir wissen aus den Arbeiten von GRAY, METZNER, KRIJGSMAN, GELEI und LUDWIG⁴, daß der Cilienschlag nicht, wie es noch bis vor kurzem in den meisten Lehrbüchern zu lesen und abgebildet war, mit der durch den Wind hervorgerufenen Pendelbewegung der Halme eines Getreidefeldes zu vergleichen ist,

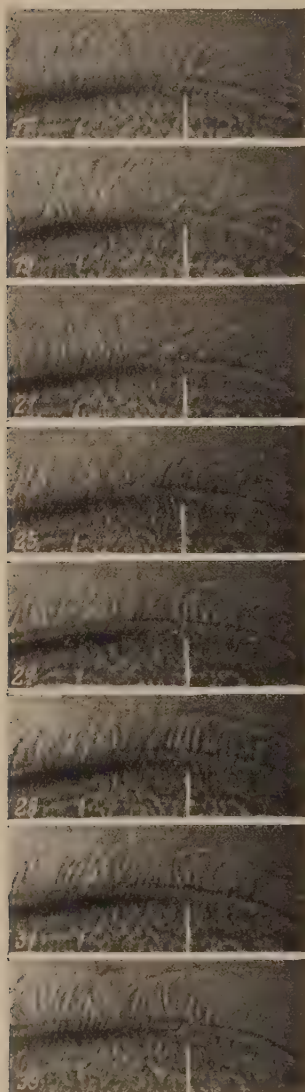


Abb. 7. 8 Ausschnitte aus vergrößerten Kopien ausgewählter Einzelbilder einer Mikrozeitlupenaufnahme von *Fabrea salina* Henneguy mit Zeiss-Objektiv 20mal (korrigiert auf Tubuslänge 1022 mm, Vergrößerung 135mal) bei einer Frequenz von 370 Bildern in der Sekunde. Die Nummern geben die Aufeinanderfolge der Bilder in dem Filmstreifen an; durch den weißen Längsstrich und die beiden darüber befindlichen weißen Punkte sind identische Stellen in den einzelnen Bildern bezeichnet. Dargestellt ist ein kleines Stück des an den Pigmentfleck (in den Bildern links) nach hinten anschließenden Peristomrandes. Auf den ersten beiden Bildern (17, 19) befinden sich die Wimpern rechts von dem weißen Längsstrich im Hinschlag, auf den folgenden Bildern (21–39) im angeschlagenen Rückschlag.

sondern daß die einzelne Wimper nur den Vorwärtsschlag mehr oder weniger gestreckt ausführt, sich aber bei der Wiederaufrich-

⁴ Literatur bei W. LUDWIG, Z. vergl. Physiol. 13, 503. 1930.

tung eigenartig zusammenkrümmt. Dieser Wechsel zwischen gestrecktem Vor- und »angeschmiegttem Rückschlag« wird durch die 22- bis 36fache Verlangsamung der Zeit in den verschiedenen Abschnitten des Filmstreifens deutlich sichtbar gemacht, ebenso wie ohne weiteres erkennbar ist, daß der Hinschlag viel rascher erfolgt als der Rückschlag. Durch Auszählung der Bilder und Vergleich mit der Zeitmarkierung auf dem Film läßt sich leicht das Tempoverhältnis beider Schlagphasen ermitteln. Die genauere Analyse des Verhaltens der einzelnen Wimper während des Schlages kann natürlich nur an der Hand von vergrößerten Kopien der Einzelbilder des Films erfolgen (Abb. 7).

Im Anschluß an den Vortrag wurde ein Film vorgeführt, der in drei Abschnitten Aufnahmen von *Fabrea salina* bei 70- und 135facher Objektiv-Vergrößerung und einer Frequenz von 350, 600 und 370 Bildern/sec zeigte.

Die Ausarbeitung der Mikro-Zeitlupe erfolgte mit Mitteln, die dem Vortragenden von dem preußischen Ministerium für Wissenschaft, Kunst und Volksbildung und von der Universität Köln aus der JOHANN-HAMSPHOHN-Stiftung zur Verfügung gestellt wurden. Beiden Stellen sei für die gütige Bewilligung hiermit ergebenster Dank ausgesprochen.

29. HERR DR. FRIEDRICH BROCK (Hamburg):

Analyse des Beute- und Verdauungsfeldes der Wellhornschnecke *Buccinum undatum* L.

(Institut für Umweltforschung der Universität Hamburg.)

(Mit 2 Abbildungen.)

Buccinum undatum L. ist ein Prosobranchier, der an den europäischen Küsten bisweilen so häufig vorkommt, daß er zum Schädling für die Fischerei wird. Er ist ein reiner Fleischfresser, der sich hauptsächlich von nicht zu altem Aas nährt.

Wie alle Aasfresser unter den Wirbellosen, so haben auch diese Schnecken gut ausgebildete Chemorezeptoren, die ihnen die Orientierung selbst im strömungslosen Beutefelde ermöglichen. Das ist um so notwendiger, als die Photorezeptoren bei der Nahrungssuche keine Rolle spielen. Die Chemorezeptoren liegen über die ganze unbedeckte Oberfläche der Körperhaut verstreut, scheinen aber in gewissen Bezirken besonders häufig aufzutreten, wenn man aus dem Verhalten der Tiere bei der Nahrungssuche auf die Verteilung der Organe schließen darf. Solche besonders empfindlichen Organe sind das Osphradium und sein Zuleitungsröhr der Sipho, die Tentakeln, die Gegend um das Rhynchostom und die Rüsselspitze. Eine Anzahl aufgenommener Spurkurven zeigt, daß sich die Wellhornschnecken auch im völlig strömungsfreien

Medium des Beutefeldes planmäßig orientieren können. Im günstigsten Falle reagierte das Versuchstier auf ein 21 cm entfernt liegendes Stück Fischfleisch nach 10 Minuten durch Hervorstrecken des Siphos, Ausdehnen des Fußes und Abheben des Gehäuses von der Unterlage. Nach einer weiteren Minute kroch es in der Richtung der Beute los und hatte dieselbe nach 4 Minuten gefunden. Dabei betrug die Länge des Weges nur etwa das Dreifache der anfänglichen Entfernung zwischen Tier und Köder. Die Geschwindigkeit belief sich auf 16,4 cm/Min. Aus diesem günstigen Ergebnis schloß ich, daß *Buccinum* ebenso wie *Pagurus* von fern her Wasserströme auf die Chemorezeptoren zu leiten verstünde, um auf diese Weise eine „chemische Straße“ zu bauen, die später als „Weg“ zur Beute dienen könnte. In dieser Richtung angestellte Versuche ergaben jedoch keinerlei Anhaltspunkte für meine Annahme. Das in den Siphos eingesogene Wasser hat an dessen distalem Ende die sehr geringe Tiefenwirkung von etwa $1\frac{1}{2}$ cm. Es wird durch die Wimpern des Mantels in dauernder Bewegung gehalten. Während des Suchganges pendeln der Siphos und mit ihm meist auch das Gehäuse rhythmisch von rechts nach links und umgekehrt. Bisweilen wird der Siphos auch bodenwärts, nach hinten oder oberflächenwärts gerichtet. Auf diese Weise werden der Chemosphäre des Beutefeldes »Proben« entnommen, die vom Osphradium näher untersucht werden. Das Gleiten des Fußes geht zunächst völlig unabhängig von dem Pendeln des Siphos vor sich. Infolge der geringen Tiefenwirkung des Pallialwasserstromes kann es daher vorkommen, daß die Schnecke im strömungsfreien Beutefelde 2–3 cm am Köder vorbeigleitet, trotzdem sie ihren Siphos unmittelbar auf denselben richtete. Im allgemeinen aber findet bei tangentialer Einstellung des Tieres zur unbewegten Chemosphäre des Beutefeldes eine Drehung des Fußes nach dem Zentrum derselben statt, wenn die Wasserprobe des Siphos dem Osphradium genügend Reizmaterial zuführt. Bei radialer Einstellung des Fußes zum Chemozentrum gleitet derselbe geradeaus weiter, ohne den Bewegungen des Siphos zu folgen.

Die Tentakeln berühren während des Suchganges häufig den Boden. Durch die Schleifspur eines Fleischstückes konnte eine Schnecke 36 cm weit genau in der Richtung dieser Spur geleitet werden, auch nachdem der Köder beseitigt war. Dabei wurde das Abtasten des Bodens durch die Tentakeln besonders deutlich, aber auch der Siphos bewegte sich öfter bodenwärts, als es sonst der Fall zu sein pflegt.

Viel rascher geht die Orientierung im strömenden Wasser vor sich. Analog der Antennulenreaktion der Brachyuren (Abb. 1 unten) konnte für *Buccinum* eine Siphonalreaktion auf der Drehscheibe nachgewiesen werden (Abb. 1 oben). In der Drehstromphase wird der Siphon in die Drehrichtung gehalten, während er in der Bremsstromphase sofort in die entgegengesetzte Richtung hinübergleitet. Man kann also, wenn man will, den Siphon genau wie die ersten Antennen der Anomuren und Brachyuren als positiv rheotaktisch bezeichnen, darf aber dieses Verhalten nicht auf das ganze Tier beziehen. Die geschilderten Reaktionen beider Tiere treten so sicher auf, daß sie leicht im Praktikum demonstriert werden können.

Ist der Wasserstrom mit chemischen Stoffen der Nahrung geschwängert, so folgt der Einstellung des Siphos gegen den Strom eine Drehung des Fußes in dem gleichen Sinne. Auf diese Weise kann man eine hungrige Wellhornschnecke, durch einen Seewasserstrahl, der über ein Stück Fischfleisch geleitet wird, in jede beliebige Richtung locken.

Die leitenden Merkmale des Beutefeldes sind also: erstens das Gefälle der Chemosphäre im strömungsfreien Medium, welchem durch den pendelnden Siphon Wasserproben von jeweils zwei möglichst entfernten Orten entnommen und der Prüfung durch das Osphradium zugeleitet werden; zweitens chemische Bodenspuren, die vor allem durch die Tentakeln und in zweiter Linie auch durch das Osphradium festgelegt werden und drittens Strömungen, die zunächst durch den Siphon rezipiert und dann durch das Osphradium auf ihre Zusammensetzung hin untersucht werden. Enthalten sie Stoffe, die von der Nahrung ausgehen, so bewegt sich das hungrige Tier stromaufwärts.

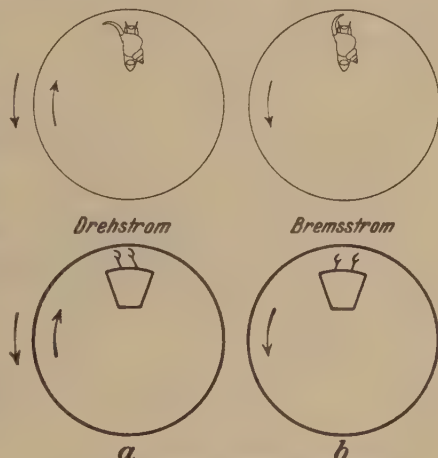


Abb. 1. Verhalten auf der Drehscheibe. Oben: Siphonalreaktion der Schnecke *Buccinum*. Unten: Antennulenreaktion des Krebses *Carcinus*. Siphon und Antennulen werden in der 1. Phase (Drehstrom) in Drehrichtung gebracht. Beim Abbremsen der Drehung in der 2. Phase (Bremsstrom) wenden sie sich nach der entgegengesetzten Seite, so daß sie immer dem ankommenden Wasserstrom entgegengehalten werden.

Gelangen die von der Beute ausgehenden chemischen Stoffe in besonders hoher Konzentration an das Osphradium, oder berührt das Tier die Beute mit einem unbedeckten Körperteil, so wird der Rüssel oft bis zu 10 cm Länge ausgestreckt (Abb. 2). Er macht dabei suchende Bewegungen, die aber von Wasserströmen unabhängig sind. Das distale Ende des Rüssels ist zur »Nahrungswahl« befähigt. Es lehnt z. B. das Sekret der Schleimdrüse, Algen und was sonst nicht zur Nahrung des Tieres gehört, ab, indem es sich nach einer anderen Richtung neigt. Starke

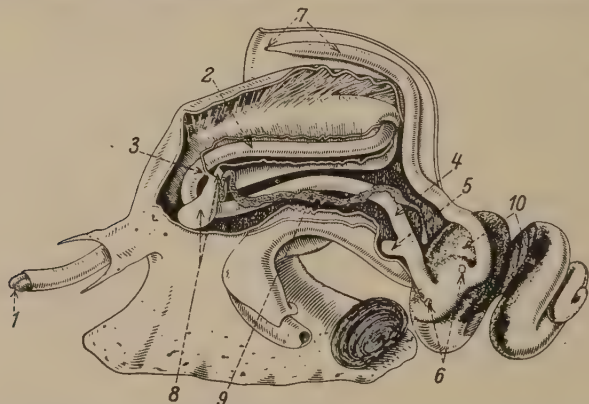


Abb. 2. *Buccinum undatum* L. Linke Seite eröffnet, um den Darmkanal mit seinen Anhangsdrüsen zu zeigen. 1. Ausgestülpter Rüssel mit Radula. 2. Vorderdarm. 3. LEIBLEIN-Knoten. 4. Mitteldarm. 5. Caekum. 6. Magen, punktiert die Eingänge zur Mitteldarmdrüse. 7. Enddarm mit After. 8. Speicheldrüsen mit Ausführgängen. 9. LEIBLEIN-Drüse. 10. Mitteldarmdrüsen.

chemische Reize, die keine Nahrungsbedeutung haben oder mechanische Einwirkungen rufen das sofortige Einziehen des Rüssels hervor.

Die Nahrung wird weder eingesogen, noch durch die Radula abgeraspelt, sondern durch die zusammenklappenden Seitenzähne dieses Freßwerkzeuges festgehalten und mit großer Gewalt aus dem Beutestück herausgerissen, indem das Tier immer wieder nachfaßt, während der Bissen auf dem Transportbande der Radula nach hinten gleitet. Währenddessen wird er durch das Sekret der Speicheldrüsen, die unmittelbar unter der Radula ausmünden, eingespeichelt und glitschig gemacht. Als Halteorgan dient der Fuß. Die Tentakeln überwachen die Nahrungsaufnahme, während der Siphon meist nicht auf das Beutestück gerichtet ist. Er sichert das fressende Tier gewissermaßen als Vorposten, wie das bei Einsiedlerkrebsen durch die langen Antennen geschieht.

Der Verlauf des Darmkanals und seiner Anhangsdrüsen ist aus Abb. 2 ersichtlich, über seine Abschnitte gibt die Tabelle I Auskunft.

Der gesamte Darmkanal ist von Falten durchzogen und mit Flimmerhärchen besetzt, welche den Nahrungstransport bewerkstelligen. Im LEIBLEIN-Knoten bilden die Falten des Vorder-

Tabelle I.

Darmabschnitt	Ausdehnung des Abschnittes	Erweiterungen	Drüsen
Vorderdarm	Mund-LEIBLEIN-Knoten	—	2 Speicheldrüsen
Mitteldarm	LEIBLEIN-Knoten-Magenausgang	Caecum und Magen	1 LEIBLEIN-Drüse 2 Mitteldarmdrüsen
Enddarm	Magenausgang-After	—	—

darmes einen Wulst und können ihn auf diese Weise gegen den Mitteldarm, in welchem die Verdauung stattfindet, absperrern, um ein Vorwärtsdringen der Verdauungssäfte zu verhindern. Das Caecum dient wahrscheinlich als elastische Erweiterung des Mitteldarmes bei starker Füllung des Magens, der von Kirsch kern- auf Walnußgröße anwachsen kann. Peristaltische Bewegungen am gefüllten Magen konnten selbst unter dem Binokular nicht beobachtet werden. Die Nahrung wird durch die Flimmerhaare, die sich bis in die Gänge der Mitteldarmdrüsen, deren Öffnungen aus Abb. 2 ersichtlich sind, erstrecken, bewegt. Außerdem steht der Mageninhalt unter dem dauernden tonischen Druck der Wände.

Die Verdauungssäfte, welche sich aus der LEIBLEIN-Drüse und den Mitteldarmdrüsen in den Magen ergießen, ferner auch der mit Seewasser gemischte Speichel aus den Speicheldrüsen hüllen den Nahrungsballen ein und bilden das Medium, in welchem die Flimmerhärchen schlagen. So ist der Nahrungsballen an seiner Peripherie einerseits der mechanischen Wirkung der Flimmerbewegung, andererseits der chemischen Wirkung der durch Seewasser verdünnten Verdauungssäfte ausgesetzt. Dadurch werden kleinste Teilchen von ihm losgerissen bzw. chemisch abgespalten und gelangen im Flimmerstrom unter Druck in die Mitteldarmdrüsen, wo sie weiter verdaut werden.

Die Regulierung des in die Mitteldarmdrüsen eindringenden Nahrungsstromes einerseits und des herausflutenden Stromes der Verdauungssäfte andererseits konnte nicht weitgehend genug analysiert werden, um hier ihre Darstellung zu finden.

Der Kot wird 24–48 Stunden nach der Nahrungsaufnahme entleert. Dabei gleiten starke peristaltische Wellen über den Enddarm, während von der Schleimdrüse am Dache der Mantelhöhle plötzlich zäher gelber Schleim herunterregnet, auf welchen die mäandrisch gewundene Kotwurst gespritzt wird und wie auf einem Schlitten aus der Mantelhöhle fährt. Bei starken Eingriffen kotet das Tier oft unmittelbar nach der Nahrungsaufnahme, möglicherweise ist darauf die Tatsache zurückzuführen, daß die meisten Wellhornschnecken nach dem Fange einen leeren Magen aufweisen. Der Kot enthält auch nach normaler Verweildauer der Nahrung im Magen noch völlig unangegriffenes Eiweiß.

Leider kann man die Verdauungssäfte der Schnecke nicht aushebern, wie bei *Astacus*, daher mußten zur Saft- und Drüsen-gewinnung etwa 3500 Tiere getötet werden. Zur Anreicherung des Magensaftes wurde eine Methode benutzt, die eine Art »psychischer Magensaftsekretion« bewirkt. Die Schnecken bekamen Fleisch in Theeeiern vorgelegt. So konnten sie es wohl aus unmittelbarer Nähe wittern, aber nicht fressen. Nach Punktion des Magens konnte auf diese Weise eine größere Menge des Saftes gewonnen werden, als von Tieren, die ihren Verdauungsraum prall mit Nahrung gefüllt hatten. Der Saft wurde filtriert und zu Eis gefroren. So blieb er monatelang haltbar und konnte nach Bedarf aufgetaut werden.

Von den Eigenschaften dieses Verdauungssaftes seien hier nur die wichtigsten genannt. Farbe: dunkelbraun-hellhonigbraun. Geruch nicht bemerkbar. Geschmack: salzig, niemals bitter wie bei *Astacus*. Wasserstoffionenkonzentration elektrometrisch gemessen bei 18,8° beträgt 5,80 (Durchschnittswert von etwa 3200 Tieren). Der Saft enthält Eiweiß (wahrscheinlich als Schutzkolloid für die Fermente), aber keine freie Säure, er ist sehr oberflächenaktiv, wie sonst nur Galle unter den Säften des Säugetierkörpers und sehr viel visköser als der Flußkrebsmagensaft, wahrscheinlich infolge des Schleimes der Speicheldrüsen. Weitere Eigenschaften und genaue Zahlenangaben werden später veröffentlicht werden.

Die Wirkungsweise des Verdauungssaftes im Magen wurde unter biologischen Gesichtspunkten untersucht, allerdings mußten die Ansätze einer Temperatur von 37° ausgesetzt werden, da die gespaltenen Mengen sonst zu gering sind. Als Puffer wurden Biphthalat-, Phosphat-, Borat- und Glykokollösungen genommen, die in p_H -Einheiten von 0,5 fortschritten

und sich in den Grenzen von etwa 5–8,5 bewegten. Mischungsansatz: Magensaft:Puffer = 1:4 (bisweilen 1:5). Untersuchung nach der WILLSTÄTTERSchen Alkoholtitrationsmethode für Eiweiß, nach der HAGEDORN-JENSEN-Methode für Kohlehydrate und nach der WILLSTÄTTERSchen Bestimmung bei gleitendem p_H mit ausgleichender Aktivierung durch Calciumchlorid und Albumin für Olivenöl. Alle Bestimmungen wurden doppelt angesetzt.

Die Drüsen (Mitteldarm-, Speichel- und LEIBLEIN-Drüse) wurden in der gleichen Weise behandelt, nachdem sie fein zerhackt, zerschnitten, im Mörser zerrieben und in Pufferlösung aufgeschwemmt worden waren. Mischungsansatz: Drüse:Puffer = 1:30.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind in Tab. II zusammengefaßt, aus welcher man auch die Art der zu verdauenden Substrate entnehmen kann. Die Gesichtspunkte der Wahl dieser Substrate können hier nicht erörtert werden, sie sind aber ebenfalls biologischer und nicht physiologisch-chemischer Natur.

Tabelle II.
Übersicht über die zur Verdauung angesetzten Substrate.

	Sahli-Saite	Muskel-eiweiß	Pep-ton F	Di-pep-tid	Cellu-lose	Stär-ke	Sac-charose	Oli-ven-öl
Magensaft	+	+	+	+	—	+	—	+
Mitteldarmdrüse . .	+	+	+	+	—	+	—	+
Speicheldrüse	—	—	+	+	—	—	—	—
LEIBLEIN-Drüse . . .	—	+	—	+	—	—	—	—

+ = Verdauung; — = keine Verdauung.

Tabelle III.
Übersicht über die Optima der zur Verdauung angesetzten Substrate.

	Sahli-Saite	Muskel-eiweiß	Pep-ton F	Di-pep-tid	Cellu-lose	Stär-ke	Sac-charose	Oli-ven-öl
Magensaft	6,2 u. 7,5	7,1–8,0	6,2	6,3 u. 7,3	—	5,7	—	—
Mitteldarmdrüse . .	6,3 u. 7,3–7,9	7,2–7,9	6,2	6,3 u. 7,2–7,6	—	5,7	—	—
Speicheldrüse	—	—	—	—	—	—	—	—
LEIBLEIN-Drüse . . .	—	—	—	—	—	—	—	—

Aus Tab. II geht deutlich hervor, daß alle Optima der Eiweißverdauung zwischen dem p_H -Wert des Verdauungssaftes (5,8) und demjenigen des Seewassers (etwa 8,0) liegen, d. h. biologisch ausgedrückt, daß der von den Drüsen gelieferte Saft durch das beim Fressen einge-

schluckte Seewasser verdünnt wird und dadurch die optimalen Bedingungen für seine Wirksamkeit erhält.

Das zweite wichtige Ergebnis, welches leider nicht voll aus der Tab. II ersichtlich ist, besagt, daß die Wirkungsweise des Magensaftes und diejenige der Mitteldarmdrüse übereinstimmen und nur die umgesetzten Mengen verschieden sind. Eingehend kann diese Tatsache allerdings erst in der ausführlichen Publikation an Hand der Kurven besprochen werden.

Interessant und biologisch durchaus einleuchtend ist die Tatsache, daß die Tiere keine Cellulose verdauen können. Normalerweise nehmen sie z. B. Algen auch nicht an. Daher wurden dem Futterfleische Stücke von *Cladophora* beigemischt, die im Kot noch völlig unangegriffen und lebend wiedergefunden werden konnten.

Weiterhin geht aus Tab. II hervor, daß die Speicheldrüsenanreibungen keine hochwertigen Eiweißstoffe verdauen. Die Aufspaltung von Pepton F und Dipeptid will nicht viel besagen, sie wird wahrscheinlich durch intrazelluläre Fermente bewirkt, die sich in den meisten Zellen finden. Der Speichel hat bei *Buccinum* also nur eine physikalische Wirkung. Eine im Vorderdarm steckengebliebene Fischflosse konnte nach drei Tagen noch völlig unangegriffen wiedergefunden werden. Auch Säure- oder Giftwirkung konnte durch das Sekret der Speicheldrüsen nicht hervorgerufen werden.

Die LEIBLEIN-Drüse, deren Bedeutung bisher noch ganz unbekannt war, verdaut hochwertiges Eiweiß; leider konnten wegen der Kleinheit der Drüsen keine Optimumbestimmungen vorgenommen werden.

Betrachten wir das Beute- und Verdauungsfeld als Ganzes, so ergibt sich, daß die biologischen Funktionen von der ersten Rezeption der Beute im chemischen Felde bis zum Ausscheiden des Kotes aus dem Verdauungsfelde planvoll ineinandergreifen.

30. Herr Dr. FRITZ SCHWARZ (Passau)¹:

Stereotomie als vergleichend-anatomische Forschungsrichtung.

(Mit 3 Abbildungen.)

Stereotomie? Ein neues, unbekanntes Wort! Es klingt recht verwandt mit Anatomie und das ist beabsichtigt. Denn mit

¹ Der Verf. war verhindert, diesen angemeldeten Vortrag zu halten. Der Herausgeber.

diesem Begriff möchte ich einen kleinen Seitenweg der vergleichenden Anatomie benennen, der bis heute bewußt noch wenig beschritten wurde. Die zoologische Forschung hat das Gebiet der vergleichenden Anatomie und Morphologie in den letzten Jahrzehnten fast völlig verlassen, weil große Probleme durch sie kaum mehr gelöst zu werden schienen. Die experimentelle, physiologische und genetische Richtung versprach reichere Früchte, und die Forschungserfolge haben das bestätigt. Die Morphologie dagegen hat ihre Blütezeit hinter sich und gilt als abgegrastes Weideland. Das war lange Zeit auch meine Meinung, bis ich durch eigene Arbeiten anders belehrt wurde.

Ob nicht etwa nur Forschungsmittel und Forschungsmethoden veraltet sind? M. HEIDENHAIN versucht schon seit Jahrzehnten die Morphologie neu zu beleben und ihr eine allgemeinere Bedeutung zu geben. Er hat seine Gedankengänge und Forschungsergebnisse unter dem Titel »Synthetische Morphologie« in zahlreichen Abhandlungen niedergelegt und in seinem jüngsten Werke »Die Spaltungsgesetze der Blätter« nochmals zusammenfassend auf das Allgemein-Biologische übertragen.

Unabhängig davon bin ich durch mehrjährige Untersuchungen an den Säugetiernieren² auf Gedankengänge gekommen, die sich mit HEIDENHAIN vielfach berühren, ohne sich gerade zu decken. Ich habe mich überzeugt, daß wir nur die gewohnte Forschungsrichtung in der Morphologie zu ändern brauchen, um sofort eine Fülle Fragen und Möglichkeiten vor uns zu sehen. Die Morphologie im alten Sinne hält sich an die Beschreibung der äußeren Form der Organe und deren Entwicklung; sie vermag die neu auftauchenden Fragen in ihrer Weise nicht mehr zu lösen. Wir müssen dazu von anderen Gesichtspunkten ausgehen und eine Betrachtungsweise anwenden, die ich durch das Wort »Stereotomie« gekennzeichnet habe.

Unter Stereotomie verstehe ich eine Anatomie der Raumverteilung in den Organen, gewissermaßen ihre mikroskopisch-topographische Anatomie oder »innere Morphologie«. Die Stereotomie soll die Form des Organes aus seinem inneren Aufbau oder seiner inneren Architektur ableiten und verständlich machen. Man könnte einwenden, daß durch die mikroskopische Anatomie der gewebliche Feinbau der Organe bereits zur Genüge bekannt und untersucht sei. Das

² Die nahezu abgeschlossene Untersuchung konnte wegen ihres großen Umfanges bis jetzt noch nicht zum Druck gebracht werden.

ist wohl richtig, aber auf die Fragen, welche ich stelle, kann sie doch kaum Antwort geben. Wir kennen selbstverständlich die geweblichen Baustücke der Organe, z. B. die Bronchienstämme und die Alveolen der Lunge, die Sammelröhren und die Harnkanälchen der Niere, die Gallengänge und die Blutgefäße der Leber, die HAVERSSchen Kanäle und die Lamellen des Knochens. Wir kennen auch das Werden der Organformen, die uns die vergleichende Entwicklungsgeschichte von der jüngsten Anlage an beschreibt. Wenn ich aber frage, wie verläuft räumlich das ganze Blutgefäßsystem der Leber, das Harnableitungssystem der Niere, das Bronchiensystem der Lunge, und wenn ich einen genauen Plan in Grund- und Aufriß oder ein räumliches Gesamtmodell der verschiedenen Leitungs- und Bausysteme, vielleicht gar in ihrer gegenseitigen Beziehung verlange, so wird die Antwort ausbleiben. Denn es sind nur Einzelstrecken dieser Systeme bekannt, aber nicht ihr Zusammenhang in räumlicher Verbundenheit. Ich verlange jedoch einen Plan oder ein Modell vom Gesamtsystem. Die Kenntnis der Verhältnisse im Einzelbezirk reicht dafür nicht aus.

S. MOLLIER hat auf der letzten Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Lund (1932) in seiner Eröffnungsansprache über die heutigen Kenntnisse des Leberbaues gesprochen und darin gleichfalls den Gedanken vertreten, daß trotz eingehendster Kenntnisse des Aufbaumaterials und der Einzelsysteme noch ein räumliches Gesamtbild von der mikroskopischen Architektur der Leber fehle. Die Berücksichtigung des Zusammenhanges, das Einfügen aller Befunde in einen Gesamtplan ist noch Aufgabe und Wunsch der Anatomie. Was S. MOLLIER Allgemeines bezüglich der Leber geäußert hat, läßt sich ohne weiteres auf zahlreiche andere Organe übertragen. Erst recht gilt dies im vergleichenden Sinne für sämtliche Wirbeltiere. Hier soll die Stereotomie einen Lösungs- und Forschungsweg bieten, den ich kurz aufzeichnen und an Hand von Beispielen aus eigenen Untersuchungen verdeutlichen will.

Die Stereotomie kann unmöglich vom fertigen Zustand ausgehen. Sie muß entwicklungsgeschichtlich verfahren, alle Einzelsysteme in ihrem Werdegang und im Zusammenhang verfolgen. Darin liegt eine große Schwierigkeit der Untersuchung, denn die mikroskopischen Schnittreihen versagen sehr bald, wenn es gilt, verwickeltere Raumverhältnisse damit aufzuklären. So sind unsere Kenntnisse vom räum-

lichen Feinbau einzelner Organe vielfach schon am Ende, wenn noch wichtigste Formungsvorgänge einsetzen. M. HEIDENHAIN hat sich deshalb, der Schwierigkeiten bewußt, zu den 2-dimensionalen Blättern gewandt, da die 3-dimensionalen Organe der Tiere und des Menschen in ihrer Architektur zunächst noch viel zu schwer zu erfassen seien. Lückenlose Entwicklungsstufen, einwandfreie Schnittserien und andere Hilfsmittel sind notwendig, bis man durch langwierige Arbeit erst allgemeine morphologische Gesetze ableiten kann.

Die Unzulänglichkeit der Schnitte läßt sich aber durch sorgfältige, körperliche Rekonstruktionen überwinden. Zeit und technische Schwierigkeiten dürfen hier keine Rolle spielen, denn eine geschickte Hand und Ausdauer können zum Ziele führen. Die Grenze der Rekonstruktionsmöglichkeiten läßt sich viel weiter ziehen, als man glauben möchte. Freilich müssen die Einzelsysteme zuerst getrennt verfolgt werden. So habe ich bei der Niere das Sammelrohr-(Uro-)System, das Harnkanälchen-(Nephro-)System und die Blutgefäße bei gleicher Vergrößerung je für sich bearbeitet.

Die zahlreichen, oft schwierigen Modelle, welche für die räumliche Vorstellung unerläßlich waren, sollen aber nicht im Sinne der Morphologie der Selbstzweck sein, sondern vielmehr die Grundlage zur stereometrischen Betrachtung bilden. Sie unterscheidet sich von der Morphologie dadurch, daß sie die Bauform stereometrisch und dabei zugleich Zahlengesetze zu erfassen sucht, die als Leitgedanken des Aufbaues betrachtet werden können. Die Vererbungslehre und die Variationsstatistik zeigen uns dazu den Weg. Scheinbare Gesetzlosigkeit löst sich oft überraschend in strengste Gesetze auf, wenn man durch die Vielzahl der Beobachtungen einen Mittelwert zu erfassen und damit die Variation des Lebenden auszuschalten sucht. Denn die Idealmaße, welche einer tierischen Form zugrunde liegen, werden wir niemals ganz rein verwirklicht finden, ähnlich den Zahlengesetzen bei der Vererbung. Daher nützen einzelne, bestimmte Maße an Organen oder Modellen recht wenig. Die Kelche der menschlichen Niere werden mit den Zahlen 1–12 angegeben, während uns die stereotomische Untersuchung zeigt, daß 12 die alleinige Normzahl vorstellt, ja als Schlüsselzahl für sämtliche Säugernieren gilt. Denn jede Nierenanlage entwickelt zuerst unabänderlich 12 Hauptstämme von Sammelröhren (Uroklone), 2 Pol-

äste (Acroklone) und 5 Paar Flankenäste (Pleuroklone), gleichgültig, welche äußere Form die fertige Niere später aufweist (Abb. 1).

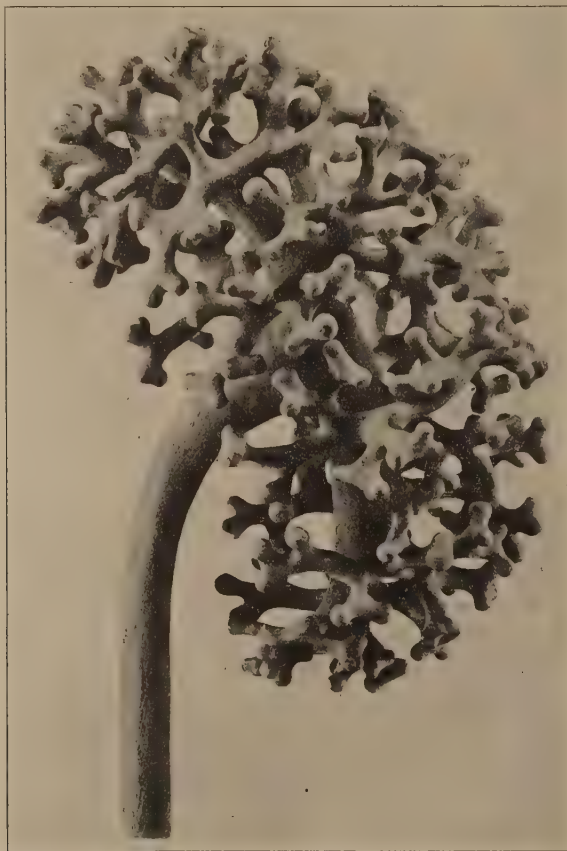


Abb. 1. *Cavia cob*, 28 Tage. Sammelrohrbaum (Urodendron) der Niere. In Dauermasse nachgebildetes Plattenmodell einer Modellreihe, 60fach natürl. Größe. Zeigt das für die Nieren aller Säugetiere gültige Sproßsystem: 1 Mittelstamm (Urodrom), daran 2 Poläste (Acroklone) und 10 Flankenäste (Pleuroklone). (Nachbildung des Modelles: Werkmeister K. GIEBLER, Zoolog. Inst. Erlangen.)

Zählt man bei fortgeschritteneren Entwicklungsstufen die Endknospen (Uromere) der einzelnen Hauptäste ab und engt die Summen auf Mittelwerte ein, so erhält man das feste Zahlenverhältnis 1:4:7:8:7:4:1 für die beiden Pol- und die dazwischenliegenden 5 Flankenäste einer Seite. Dieses Zahlenverhältnis drückt die oberflächenhafte Verteilung der End-

knospen an den einzelnen Hauptästen aus; durch Ziehen der Quadratwurzel läßt sich daraus ein Verhältnis von linearen Werten herstellen, die wir auf 7 Fahrstrahlen in Polkoordinatenpapier eintragen können (Entwicklung von einem Punkte aus!). Man erhält dann den Ideal-Längsschnitt der Niere, eine Form, welche allen Säugernieren zugrunde liegt, jedoch variiert werden kann (Abb. 2). In ganz ähnlicher Weise gewinnt man den Ideal-Querschnitt. Damit sind wir imstande,

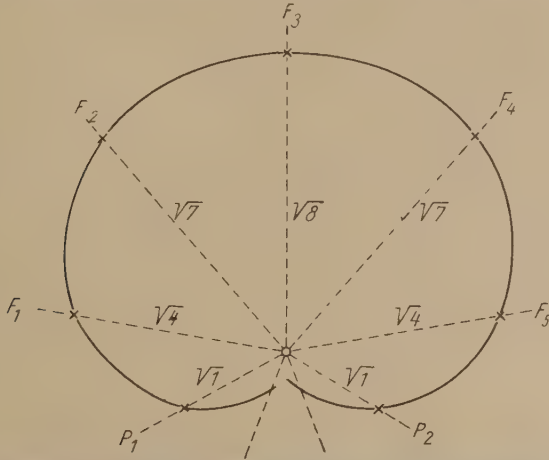


Abb. 2. Der Ideal-Längsschnitt der Säugerniere. Die durch Zählung an Modellen gewonnenen Verteilungskonstanten der Endknospen (Uromere) als Quadratwurzel-(Linear-)Werte auf 7 Fahrstrahlen in Polkoordinatenpapier eingetragen.

die ganze Form der Niere konstruktiv zu erfassen, gewissermaßen den Ideal-Bauplan zu entwerfen und die individuellen Variationen auszuschalten. Im Zahlengesetze liegt der Grund, warum die Niere eine »Bohnenform« bekommen muß; wenn diese nicht immer rein zutage tritt, so ist das erst eine Angelegenheit zweiten Grades.

Weitere Überlegungen führen auf einen Weg, der erlaubt, die Harnkanälchen der erwachsenen Niere zahlenmäßig zu erfassen. Man kann für diese Nephronzahlen die allgemeine Formel aufstellen: $(1 + 4 + 7 + 8 + 7 + 4 + 1) \cdot 2^n = 32 \cdot 2^n$. Da ich nachweisen konnte, daß sich die Nephronen nach der Geburt nicht mehr vermehren, braucht der Exponent n lediglich durch Näherungszählungen ermittelt werden. Ich fand unter den Landsäugetieren für n die Zahlen 8–19. Damit läßt sich jedes Säugetier in eine bestimmte Nephronstufe einreihen: Maus $32 \cdot 2^8$,

Mensch $32 \cdot 2^{13}$, Elephant $32 \cdot 2^{19}$. Die wirklichen Werte pendeln um diese Normzahlen. Sie ergeben in Beziehung mit dem Körpergewicht wieder eine mit der Größe des Tieres abnehmende Zahlenreihe von physiologischen Funktionskonstanten.

Wollte man ohne die stereotomische Grundlage nur Zählungen der Nierenkörperchen vornehmen, so würde man stets Pendelwerte erhalten und der Gedanke, daß die Harnkanälchen in gesetzmäßigen Zahlen und in geometrischer Reihe angelegt sind, würde sehr ferne liegen. Für die stereotomisch gewonnenen Erkenntnisse läßt sich aber schon durch Stichproben der nachträgliche Beleg erbringen.

Bezüglich des Sproßwinkels der Sammelröhren kann man feststellen: die Gliederung (Lappung) der Niere ist der Größe des Sproßwinkels direkt proportional (glatte Nieren $\sim 50^\circ$, Walnieren $\sim 90^\circ$). Die weiteren Einzelverhältnisse kann man zeichnerisch und an schematischen Modellen leicht verfolgen. Geht man die umgekehrte Richtung und prüft, ob konstruierte Möglichkeiten wirklich vorkommen, so läßt sich manches Gesetzmäßige finden, daß bei deduktivem Vorgehen durch die Variation der Form verborgen wird. Wir schlagen damit einen konstruktiven, synthetischen Weg ein, wie ihn die organische Chemie längst benützt, wenn sie das gedanklich gebaute Molekül stofflich verwirklicht. Mit diesen knappen Beispielen wollte ich zeigen, daß ich das zahlenmäßige Erfassen der Architektonik eines Organes als einen Grundzug der Stereotomie betrachte, der sie von der alten Morphologie trennt.

Die LAUE-Diagramme und Kristallgitter haben uns erst Einblick in den atomistischen Bau der Kristalle verschafft, deren äußere Form durch die Raumstellung der Atome vorgeschrieben ist. Ein ganz ähnliches Ziel muß auch die Stereotomie verfolgen: stereotomische Modelle und Diagramme sollen die mikroskopische Architektur der Organe veranschaulichen. Gleich den Kristallgitter-Modellen läßt sich die durch Erfahrung gewonnene Form verstandesmäßig idealisieren. Man kann einwenden, daß der lebende Körper nicht den mathematisch strengen Aufbaugesetzen eines Kristalles gehorche, weshalb solche Betrachtungsweise nicht gerechtfertigt sei. Dieser Einwand kann freilich nicht restlos widerlegt werden. Doch vermag ich bereits einen untrüglichen Beleg zu liefern: die Nierenkörperchen sind in der Rinde regelrecht verteilt wie die Atome im Kristallgitter; sie gehorchen dem Gesetze des Diagonalsprun-

ges, wie ich das Verteilungsgesetz bezeichne, das jedem Harnkanälchen schon bei der Entwicklung seinen unabänderlichen Platz im Sammelrohrsysteme zuweist. (Abb. 3) Man denke sich einen räumlichen Rösselsprung mit bestimmter Farbenfolge der Felder. Bei der Lunge sind durch die Untersuchungen von W. BENDER bereits Grundlagen zu ähnlichen Betrachtungen gegeben, wenn auch BENDER mehr flächenhaft und im Sinne

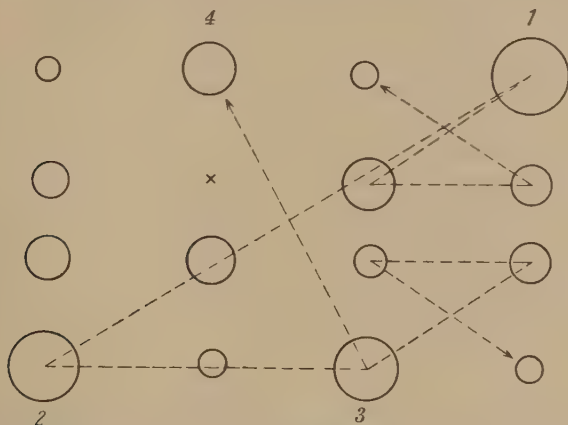


Abb. 3. Vereinfachter Verteilungsplan der Harnkanälchen nach dem Gesetze des Diagonalsprunges. Das Alter der Nephronen durch die Größe der Kreise angedeutet. 1. Sprungfolge, stärker, 2. Folgen schwächer gestrichelt. Die räumliche Verteilung und die Beziehung zu den Sammelröhren ist nicht berücksichtigt.

HEIDENHAINS gedacht hat. Flüchtige Einblicke haben mich überzeugt, daß auch in anderen Organen noch unbekannte stereotomische Gesetze verborgen liegen.

Damit glaube ich in großen Umrissen auseinandergesetzt zu haben, was ich unter Stereotomie verstehe. Sie will eine, auf zahlengesetzliche Grundlagen aufgebaute Kenntnis der mikroskopischen Architektur der Organe vermitteln, gewonnen durch natürliche, raumhafte Nachbildung aller Systeme und durch konstruktives Erweitern bzw. Idealisieren der Ergebnisse mit Rücksicht auf die bauliche Variation. Ich verspreche mir dadurch nicht nur Fortschritte und Belebung der Morphologie, sondern bin der Überzeugung, daß alle verwandten Wissenszweige einen gewissen Nutzen verspüren müßten, weil der innere Bau des Tierkörpers doch die Grundlage ist, auf der experimentelle, physiologische und genetische Forschung weiterarbeiten.

31. Herr Dr. INGO KRUMBIEGEL (Leipzig)¹:

Neue physiologische Untersuchungen über geographische Rassen.

In zwei größeren Arbeiten (KRUMBIEGEL, Zool. Jahrb. 1932 und ebd. in Druck) ist der Rassenkreis *Carabus nemoralis* (Carabidae) an einem Material von über 10 000 Exemplaren morphologisch sowie physiologisch analysiert worden. Ein auf breiter Basis durchgeführter Vergleich ergab, daß die südlichen, golden glänzenden und räuberischen Rassen des Tieres ebenso wie der heimische Goldlaufkäfer (*C. auratus*) relativ längere Fühler und Beine besitzen als die nördlichen, aasfressenden Rassen. Auch die Oberlippe ändert bei den Räubern — Rassen wie Arten — ihre Form in der Weise, daß eine tiefere Ausbuchtung ein festeres Einbeißen in die lebende Beute ermöglicht. Entsprechend der nach Süden hin zunehmenden Photophilie, die an einem Wahlapparat Photodrom in über 60 000 Versuchen als gleitend zunehmend und typisch verschieden erwiesen wurde, ändern auch die Augen ihre Form, indem der konische Umriß in einen kugligen übergeht.

In der freien Natur orientiert sich das Tier so, daß es zunächst mittels der Laufbeine wahllos drauflos läuft, bis es in den Duftkreis einer Beute gelangt ist. Nun erst erfolgt die letzte Orientierung mit Hilfe des Geruchssinnes. Wie in Versuchen gezeigt wurde, regeln thigmotaktische Einflüsse das in regelmäßiger Unregelmäßigkeit erfolgende Durchstöbern des Jagdgebietes durch das nomadisierende Tier. Neben Freilandbeobachtungen wurde die Bedeutung der Antenne als Geruchsorgan auch noch durch Versuche in einer von Luft mit und ohne Geruchsstoffe durchströmten Insektenkammer gezeigt. In dieser reagieren südliche Rassen ebenso wie räuberische Arten mehr auf lebende, unversehrte Beute, die mit kurzen Fühlern versehenen mehr auf tote Stoffe. Die histologische Untersuchung der *Carabus*-Antenne ergab keine Besonderheiten vor den bei anderen Insekten gefundenen Verhältnissen.

Das Hauptziel der Arbeit war, die geographische Variation der Antennenlänge in ihrer Bedeutung genauer, als es durch bloße Längenmessung möglich ist, zu analysieren. Unter Einführung bestimmter Einheiten wurde die Zahl der Sinneskegel auf jedem einzelnen Antennenglied sowie auf der ganzen Antenne berechnet. Unter, in ihrer Lebensweise recht verschiedenen, Arten hatten die Räuber insgesamt mehr Sinneskegel als die Aasfresser (*Carabus*

¹ Der Verfasser war verhindert, diesen angemeldeten Vortrag zu halten. Der Herausgeber.

intricatus 16719, *C. coriaceus* nur 9918). Neben der verschiedenen relativen Länge der Antenne ist für diese Unterschiede auch die verschieden dichte Anordnung der Kegel auf der Antenne mitbestimmend: Auf der Einheitsfläche von $15\mu^2$ besitzt *Intricatus* 9, *Coriaceus* nur 7 Kegel durchschnittlich. Ähnliche Unterschiede fanden sich auch bei den Rassen von *Nemoralis*: In Südfrankreich zwischen 10000 und 12000 Kegel, in Rußland nur 7000 bis 8000. Auch die Dichte der Kegel auf der Flächeneinheit variierte entsprechend: 10 bis 11 im Süden, 7 bis 8 im Norden. Hiernach ist die größere Länge der Antenne im Süden nicht als reine Streckungserscheinung aufzufassen, denn dann müßten die einzelnen Kegel weiter auseinander stehen und ihre Zahl auf der Flächeneinheit vermindert, allenfalls die gleiche sein wie bei den nördlichen Rassen mit ihren kürzeren Antennen. Die geringere Funktionstüchtigkeit, die man aus der geringeren Kegelzahl pro Einheitsfläche sowie aus der geringeren Fühlerlänge überhaupt erschließen kann, wird dadurch wieder etwas ausgeglichen, daß die Antennen im Norden etwas dicker und kolbiger geformt sind als im Süden, wo sie einen etwas mehr fadenförmigen Eindruck machen. Trotzdem bleibt ein deutlicher Unterschied bestehen.

Eine genaue Untersuchung an sehr dünnen Schnitten ergab, daß die Antenne im Norden zwischen den einzelnen Kegeln keine rudimentären Kegelanlagen besitzt, deren Ausbildung etwa rein phänotypisch durch das Klima od. dgl. unterdrückt ist, um nur bei den südlichen Rassen zur Entfaltung zu kommen. Vielmehr besitzen die Rassen des Südens gleichsam etwas vor denen des Nordens voraus und es dürfte kaum wahrscheinlich sein, daß eine derartig komplizierte Anlage wie der Sinneskegel rein phänotypisch in größerer Anzahl gebildet wird.

Weiterhin wurde eine gerichtete geographische Variation an den Flügelrudimenten gefunden: Dieselben sind im Norden klein und stummelförmig, um im Süden (Frankreich und Nordspanien) etwa dreifach so lang, schmaler und stärker chitinisiert zu werden. Erst, wenn auch andere Arten an einem ebenso großen Material bearbeitet sind, wird es evtl. möglich sein, eine gleichsinnige geographische Variation festzustellen und damit Ansätze zu einer Erklärung dieses Verhaltens zu versuchen. Die leider immer noch außerordentlich schwierige Aufzucht von Rassenbastarden bzw. Rassen im fremden Klima kann Aufschluß geben, ob derartige Merkmale erblich fixiert sind.

Die ausführliche Arbeit erscheint in den Zool. Jahrb.

32. Manuskripte sind nicht eingegangen von:

Herrn Dr. E. SCHLOTTKE (Rostock i. M.):

Unterschiede in der Entwicklung des phagoocytierenden und des resorbierenden Darmepithels.

Die Arbeit wird im Biologischen Zentralblatt erscheinen.

Herrn Dr. G. KOLLER, Über den Einfluß des Lichtes auf die Hypophysentätigkeit des Frosches.

Herrn Prof. E. MATTHES, Bau und Funktion der Lippensäume wasserlebender Urodelen.

Herrn Dr. H. PETERS, Tierpsychologische Untersuchungen an der Kreuzspinne.

Herrn Dr. F. SÜFFERT, Flechtenmimikry bei einheimischen Tieren.

Herrn Dr. G. v. STUDNITZ, Über die Reaktionszeit des Pupillarreflexes verschiedener Wirbeltiere.

Herrn Dr. R. WEIGMANN, Über die Beständigkeit von Fischen gegenüber tiefen Temperaturen.

Frl. Dr. L. MUDROW, Intrazelluläre Symbionten der Zecken (Demonstration).

Prof. E. REICHENOW, Entwicklungsstadien von *Babesia canis* in *Dermacentor reticulatus* (Demonstration).

Demonstrationen.

33. Herr Prof. H. PRELL (Dresden-Tharandt):

Eine Kopfstütze als mikroskopischer Nebenapparat.

Bei der Herstellung von Mikrophotogrammen wird die größte Sorgfalt darauf verwandt, durch eine erschütterungsfreie Aufstellung aller Apparate die Erzielung möglichst scharfgezeichneter Aufnahmen zu sichern. In entsprechender Weise kann auch bei subjektiver Beobachtung mittels des Mikroskopes die Bildscharfe erhöht werden, wenn die Erschütterungen aufgehoben oder wenigstens herabgesetzt werden, welchen der Kopf des Beobachters insbesondere durch Atmung und Herzschlag ausgesetzt ist. Die Verwendung einer einfachen stabilen Kopfstütze trägt diesem Sachverhalt weitgehend Rechnung. Die Kopfstütze besteht aus einem, das in der Höhe verstellbare Stirnkissen tragenden Gestell,

welches auf einer für das aufrechtstehende Mikroskop bestimmten Grundplatte aufgeschraubt ist und erforderlichenfalls mit dieser an der Tischplatte festgeklammert werden kann. Die billige Einrichtung gestattet es, die Leistungsfähigkeit des Mikroskopes, insbesondere bei der Benutzung von Immersionsobjektiven mit hoher Apertur, wesentlich besser auszuwerten, als das bisher möglich war, und erweist sich damit als sehr förderlicher mikroskopischer Nebenapparat¹.

34. Herr Cand. ANTON KIESSELBACH (Köln):

Modelle zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates der Beutelratte.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Köln.)

Im Verlaufe einer Untersuchung über den Descensus testicularum bei der Beutelratte hatte sich ergeben, daß als erste Anlage des Urnierenleistenbandes (Ligamentum mesonephro-inguinale) eine Zellverdichtung auftritt, die in der Leibeshöhlenwand von dem caudalen Teil der Urniere inguinalwärts zieht. Die Anlage des Processus vaginalis ist zu dieser Zeit bereits als ein kleines Grübchen vorhanden. An plastischen Rekonstruktionen wurde im einzelnen gezeigt, wie während der weiteren Entwicklung das Ligamentum mesonephro-inguinale sich leistenartig in die Leibeshöhle vorbuchtet und sich allmählich von ihr abhebt. Im weiblichen Geschlecht ist die Anlage des Urnierenleistenbandes (des späteren Ligamentum uteri rotundum) stärker ausgebildet als im männlichen. Von der grübenförmigen Anlage des Processus vaginalis zieht beim Männchen eine Verdichtung von Bindegewebszellen zur Scrotalanlage. Innerhalb dieser Bindegewebsverdichtung bildet sich der zunächst schmale Processus vaginalis aus; außerdem der caudale Abschnitt des Urnierenleistenbandes, der in dessen dorso-medialem Teil verläuft, ferner der Musculus cremaster. Auch beim Weibchen wird ein kleiner Processus vaginalis angelegt, der aber bald verstreicht. Von seiner Verstreichungsstelle zieht eine Verdichtung von Bindegewebszellen zu den hinteren Mammaranlagen. Innerhalb dieser Zellverdichtung differenziert sich der Musculus compressor mammae. In beiden Geschlechtern nehmen diese Bindegewebsverdichtungen den gleichen Ver-

¹ Eine auf meine Anregung nach den vorgenannten Gesichtspunkten hergestellte Kopfstütze wird neuerdings von der Firma E. LEITZ-Wetzlar geliefert.

lauf; im männlichen Geschlecht kommt es aber in ihnen zu weitergehenden Differenzierungen als im weiblichen.

An den Modellen wurde ferner demonstriert, daß während der Entwicklung der Beutelratte eine Caudalrotation des Beckens stattfindet, indem der von Iliumachse und Kreuzbeinachse gebildete, caudalwärts offene Winkel (Iliosacralwinkel) spitzer wird. Die Befunde machen es wahrscheinlich, daß die Reposition des physiologischen Nabelbruchs bei der Beutelratte die ersten Phasen der Beckendrehung mechanisch beeinflußt.

35. Herr Dr. FR. KRÜGER (z. Z. Utrecht):

Ein neuartiger Respirationsapparat zur fortlaufenden manometrischen Bestimmung von Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe am gleichen Objekt in kurzen Zeitabständen.

In diesem Apparat ist die zur Absorption der Kohlensäure dienende Lauge getrennt vom Atmungsstrog in einer Pumpe untergebracht. Durch Schließen von zwei Hähnen kann die Pumpe getrennt werden vom Atmungsstrog, so daß das mit dem Atmungsstrog verbundene Manometer in der ersten Versuchsphase die durch die Atmung im geschlossenen Raum entstehende Druckänderung $\text{CO}_2\text{-O}_2$ anzeigt.

In der zweiten Versuchsphase werden die zur Pumpe führenden Hähne geöffnet und der ganze Apparat mitsamt der fest mit ihm verbundenen Pumpe geschaukelt, hierbei wird durch die Wirkung der Pumpe der ganze Gasinhalt des einen geschlossenen Ring darstellenden Respirationsapparates in Circulation versetzt. Die in der Pumpe befindliche Lauge absorbiert die CO_2 und die Größe von O_2 wird bekannt und damit auch die von CO_2 . Nach der Absorption der CO_2 ist der Apparat für die nächste Bestimmung vorbereitet, so daß diese sofort angeschlossen werden kann.

Die Besonderheit der verwandten Pumpe liegt darin, daß sie ein vollkommen konstantes Volumen besitzt und ohne Verwendung von Ventilen arbeitet.

36. Herr Dr. FR. KRÜGER (z. Z. Utrecht):

Epistylis umbellaria mit »Nesselkapseln«.

Den »Nesselkapseln« der *Epistylis umbellaria* anliegend lassen sich mit verschiedenen angewandten Kernfarbstoffen — besonders deutlich mit GIEMSA-Lösung — Kerne nachweisen. Hierdurch

erhält die schon von CHATTON ausgesprochene Ansicht, daß es sich bei diesem eigenartigen Vorkommen von Nesselkapseln um eine Mikrosporiden-Infektion handelt, eine wesentliche Stütze. Hierfür spricht ferner, daß die Struktur der Nesselkapseln vollkommen denen der Mikrosporiden gleicht (die bisher vorliegenden Abbildungen und Beschreibungen sind nicht zutreffend!). Im Plasma der mit den »Nesselkapseln« versehenen Ciliaten lassen sich zahlreiche mit Kernfarbstoffen färbbare Granula nachweisen, die wohl Kerne aus dem Entwicklungszyklus des Parasiten darstellen.

37. Herr Dr. HANS-JÜRGEN STAMMER (Breslau):

Einige seltene oder neue Höhlentiere.

Die zahllosen unterirdischen Gewässer des Karstes und der Gebirge der jugoslawischen Adria-Küste bergen eine außerordentlich reiche Tierwelt, deren Erforschung erst in den Anfängen steht, in den letzten Jahren aber von den verschiedensten Seiten energisch in Angriff genommen ist. Eigene Untersuchungen sowie Studien an Material, das mir von der Gesellschaft für Höhlenforschung in Ljubljana zur Bearbeitung zur Verfügung gestellt wurde, brachten mich in den Besitz einer Anzahl interessanter, zum Teil neuer Vertreter dieser Höhlentierwelt, die demonstriert wurden.

Unter den Würmern ist der interessanteste Höhlenbewohner zweifellos die Serpulide *Marifugia cavatica* Abs. und Hrabě, die von ABSOLON in Popovo Polje gefunden wurde. Ich fand die Tiere im unterirdischen Lauf des Timavo (Lindnergrotte und Timavoquellen) und ausgespült in der Quelle des Risano in Istrien. Dr. KUŠČER hat sie nach brieflicher Mitteilung in weiteren Quellen Istriens und Kroatiens gefunden. Das Tier dürfte in dem ganzen Gebirgssystem der Adriaküste verbreitet sein; die vorgelegten Präparate der *Marifugia* verdanke ich Dr. HRABĚ. Am Timavo konnte ich nur gut erhaltene Röhren, aber keine lebenden Tiere infolge der ungünstigen Wasserverhältnisse erbeuten.

Reich vertreten in den Höhlengewässern sind die Isopoden. Bemerkenswert unter ihnen sind besonders die zu den Sphaeromiden gehörenden Monolistren. Am Timavo fand ich *Monolistra racovitzae* Strouhal und *Microlistra schottlaenderi* Stammer. Sie lebten hier unter Steinen in mehreren Quellen, die sie von ihren unterirdischen Wohnorten her noch zu bevölkern vermögen.

Als Epibiont lebt auf ihnen ein kleiner Ostracode, *Sphaeromicola stammeri* Klie. Die zweite Art dieser Gattung findet sich im französischen Jura auf der Höhlensphaeromide *Caecossphaeroma burgundum*. *Sphaeromicola stammeri* lebt an allen von mir von verschiedenen Fundorten untersuchten Monolistren des Karstes, auch an der in den berischen Bergen bei Vicenza vorkommenden *Monolistra berica* (Fabiani).

Nach den bisherigen Untersuchungen scheint die in unseren Grundwässern nicht selten gefundene *Asellus cavaticus* Schiödte im Karst zu fehlen. Diese Art lege ich nach Material vor, das aus der Nähe von Köln stammt, Tiere, die von Herrn Rektor LENGERSDORF in Höhlen des Siebengebirges bei Bonn gesammelt wurden. Im Karst findet sich statt dessen eine pigmentlose und blinde Varietät der gemeinen Wasserassel, *Asellus aquaticus cavernicola* Racovitza, die ich in der Lindnergrotte bei Trebiciano fing.

Außer dem Olm ist wohl der bekannteste Vertreter der Karsthöhlentiere die Garnele *Troglocaris schmidti* Dormitzer, deren postembryonale Entwicklung ich augenblicklich untersuche. Alttiere und Jungtiere sind habituell ziemlich verschieden. Während erwachsene Tiere an den vorderen 4 Pereiopoden Exopoditen tragen, besitzen meine jüngsten Exemplare von 6–7 mm Größe nur an 2 Pereiopoden, etwas ältere an 3 Pereiopoden Exopodite. Es treten also die Exopodite an den Pereiopoden mit dem Wachstum der Tiere von vorn nach hinten auf. Diese Tatsache steht zunächst im Gegensatz zu der anderen, daß die Extremitäten der Crustaceen ursprünglich Spaltfüße sind, aus denen sich sekundär durch Reduktion einfache Schreitfüße entwickeln können. Es dürfte danach eine einreihige Extremität sich nicht mehr in eine zweireihige verwandeln. Dieser Gegensatz ist aber wahrscheinlich folgendermaßen einfach zu erklären. Bei den eigentlichen Larvenstadien der *Troglocaris* sind auch die Pereiopoden als Spaltfüße ausgebildet. Bei der Umwandlung des letzten (oder eines der letzten) Larvenstadiums in das Jungtier gehen die Exopodite der letzten 3 Pereiopoden verloren; sie treten aber mit dem allmählichen Wachstum wieder auf. Ein über ein oder mehrere Häutungsstadien sich erstreckender Ausfall bestimmter Körperanhänge ist in der Entwicklung von Decapoden schon häufiger festgestellt. Außer eigenem Material standen mir zahlreiche Tiere der Laibacher Höhlengesellschaft zur Verfügung. Leider befinden sich in dem ganzen Material keine Larven, so daß ich die Ansicht nicht belegen kann.

BABIC hat aus der Höhle Vjetrenica in Popovo Polje (Herzogowina) eine zweite Höhlengarnele *Troglocaridella herzogoviniensis* beschrieben, die sich von *Troglocaris* nur durch Fehlen des Exopodits am 4. Pereiopoden, andere Körper- und Rostrumgröße und Verschiedenheiten am 1. und 2. Pleopoden des Männchens unterscheidet. Hatte ich schon früher die Berechtigung der Gattung *Troglocaridella* bestritten, so kann ich auf Grund des Materials aus Laibach, unter denen sich zahlreiche Tiere aus der Vjetrenica befinden, feststellen, daß beide Arten identisch sind. Die gesamten Höhlengewässer des adriatischen Küstengewässers sind von *Troglocaris schmidtii* bewohnt.

Auf der Höhlengarnele leben epibiontisch und parasitisch zwei Tierarten. Auf den Antennen findet sich eine Suctorie *Acineta troglocaridis* n. sp. Die ganz außerordentlich langen Antennen von *Troglocaris* sind beim lebenden Tiere vorgestreckt und in rastloser Bewegung. So bieten sie für diese räuberische Acinete ein sehr geeignetes Substrat. Bisweilen sind sie so reichlich, daß ein Antennenstück fast das Aussehen eines Hydroidpolypenstöckchens gewinnen kann. Da sich die Tiere bei Alkoholfixierung sehr schlecht erhalten und stark schrumpfen, sind sie bisher der Beobachtung entgangen. Auf den Kiemen von *Troglocaris* lebt parasitisch ein Temnocephale. Er gehört in die Gattung *Scutariella* und ist wahrscheinlich identisch mit *Sc. didactyla*, dem einzigen europäischen Temnocephalen, der von MRAZEK in Montenegro an den Kiemen von *Atyaephyra desmarestii* gefunden wurde. *Scutariella* hat also eine wesentlich weitere Verbreitung als bisher bekannt war — ich fand die Art fast überall an *Troglocaris* — und lebt auch in unterirdischen Gewässern an Atyiden.

Ein Zufall hat mir eine zweite unterirdisch lebende Garnelenart in die Hand gespielt. In dem Palästinainstitut der Breslauer Universität befand sich eine kleine zoologische Aufsammlung eines in Palästina verstorbenen katholischen Geistlichen. In dieser Sammlung ist ein Exemplar der Garnele *Typhlocaris galilea* Calman enthalten. Der Fundort des Tieres ist nicht mehr zu ermitteln; doch da die Art nur aus einem Quellbecken am Tiberiassee bekannt ist und auch der Sammler am Tiberiassee weilte, ist wohl zu vermuten, daß dieses Exemplar aus der gleichen Quelle stammt. Das Quellbecken ist, wie mir Professor BODENHEIMER 1931 mitteilte, inzwischen verschüttet worden, so daß das Tier jetzt nicht mehr gesammelt werden kann.

Endlich kann ich einen neuen höhlenbewohnenden Schizopoden vorlegen. Bisher sind zwei Mysideen als Bewohner von Höhlen bekannt. Beide gehören in die Familie der Lepidopidae: *Lepidops servatus* Fage lebt in einer schwach brackigen Höhle bei Sansibar; *Spelaemysis botazzi* Caroli wurde in einer nahe der Küste gelegenen Höhle bei Otranto in nur einem Exemplar gefunden. Die neue Art, die ich *Troglomysis vjetreniensis* n. g. n. sp. nennen möchte, wurde zusammen mit *Troglocaris* in der Höhle Vjetrenica im Popovo Polje in der Herzogowina gefunden bei einer Untersuchung dieser Höhle durch die Gesellschaft für Höhlenforschung zu Ljubljana. Sie gehört im Gegensatz zu den beiden andern Arten zu den Mysidae in den Tribus Mysini. Sie nimmt nach der bisher flüchtigen Untersuchung eine Zwischenstellung ein zwischen den Gattungen *Diamysis* und *Limnomysis*. *Limnomysis* lebt im Gebiet des Schwarzen Meeres, *Diamysis* im Schwarzen Meer und im Skutarisee. Da die Verbreitung der Mysiden im Pontokaspiischen Gebiet und vielleicht auch das Eindringen der *Diamysis* in den Skutarisee jungtertiären Alters ist, dürfen wir auch wohl das gleiche Alter für diesen Schizopoden annehmen; seine Einwanderung in die Höhlen vollzog sich vermutlich in dieser Zeit. Er ist wie viele Höhlentiere als Tertiärrelikt zu betrachten. Die Augen des Tieres sind — wie übrigens bei allen demonstrierten Tieren — rückgebildet; nur die großen weißen Augentiele sind vorhanden. Eine ausführliche Beschreibung der neuen Arten wird bald gegeben werden.

38. Vorstand, Mitgliederverzeichnis, Postscheckkonto.

Vorstand bis 31. Dezember 1933.

Vorsitzender: Prof. C. ZIMMER (Berlin).

1. stellvertretender Vorsitzender: Prof. F. BALTZER (Bern).

2. „ „ Prof. P. BUCHNER (Breslau).

3. „ „ Prof. H. J. JORDAN (Utrecht).

Schriftführer: Prof. C. APSTEIN, Berlin.

Verzeichnis der Mitglieder 1933.¹

* = lebenslängliches Mitglied.

Die hinter dem Namen stehenden Zahlen bedeuten das Jahr des Eintritts. (Etwaige Fehler sowie Änderungen von Adressen bittet der Schriftführer dringend, ihm sofort mitzuteilen.)

A. Ehrenmitglieder.

- *GROBBEN, Hofrat, Prof. Dr. C. (1890) Wien XVIII, 1, Sternwarte-
straße 49.
*HEIDER, Geh.-Rat Prof. Dr. K. (1892) Deutsch Feistritz, Steiermark.
*HERTWIG, Geh.-Rat Prof. Dr. R. (1890) München, Schackstraße 2.
*KORSCHULT, Geh.-Rat, Prof. Dr. E. (1891) Marburg a. Lahn, Zool. Inst.

B. Ordentliche Mitglieder.

- *AHL, Dr. E. (1923) Berlin N 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Museum.
*ALVERDES, Prof. Dr. Fr. (1913) Marburg, Lahn, Zool. Inst.
ANDERSEN, Prof. Dr. Karl (1923) Landw. Hochsch. Weißen-
stephan (München).
ANKEL, Dr. W. E., Privatdozent (1924) Gießen, Zool. Inst.
APSTEIN, Prof. Dr. Carl (1897) Berlin N 4, Zool. Institut,
Invalidenstr. 43.
*ARMBRUSTER, Prof. Dr. Ludw., Inst. Bienenk.
(1913) Berlin-Dahlem, Lentze-
Allee 86.
*ARNDT, Prof. Dr. Walter (1921) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
*ASSMUTH, Rev. Dr. Joseph, Fordham Univ.
(1909) New York City.

¹ Abgeschlossen am 31. Juli 1933.

- AUERBACH, Prof. Dr. Max, Techn. Hochsch.,
Dir. Landessamml. Naturk. (1911) Durlach (Baden), Bergwald-
straße 10.
- AUTRUM, Dr. Hansjochem (1931) Berlin N 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Inst.
- BALSS, Prof. Dr. H., Hauptkonservator der
Zool. Samml. (1909) München 2 C 7, Neuhauser
Straße 51.
- *BALTZER, Prof. Dr. F. (1906) Bern, Zoolog. Inst., Finkel-
hubelweg 6.
- BAUNACKE, Dr., Vorstand, Abt. II, Landw.
Versuchsanstalt, Pflanzenschutz (1923) . . . Dresden-A. 16, Stübelallee 2.
- BEHNING, Prof. Dr. Arvid (1923) Leningrad, Herzenstr. 38,
Fischereiinstitut.
- VAN BEMMELEN, Prof. Dr. J. F. (1912) . . . s'Gravenhage, Balistraat 97.
- BENICK, Ludwig, Konservator (1921) . . . Lübeck, Naturhist. Mus.
- BERGER, Dr. Kurt (1933) Leipzig N 22, Weinligstr. 14.
- *BERGMANN, Dr. W. (1905) Frankfurt a. M.-Niederrad,
Bruchfeldstraße 14.
- BERNDT, Prof. Dr. Wilh., Abteilungsvorsteher
(1906) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
lidenstraße 43.
- BEUTLER, Frä. Dr. Ruth, Privatdozentin
(1923) München 2 NW, Zool. Inst.,
Luisenstr. 14.
- BEYER, Dr. Helmut (1929) Münster (Westf.), Zool. Inst.
- BIERENS DE HAAN, Dr. J. A. (1931) . . . Amsterdam, Minervalaan 26.
- BISCHOFF, Prof. Hans, Kustos (1921) . . . Berlin N 4, Zool. Museum,
Invalidenstraße 43.
- BOCK, Dr. Fritz, Studienrat (1925) . . . Berlin-Wilmersdorf, Hohen-
zollerndamm 198^{II}.
- BODENHEIMER, Prof. Dr. Friedrich Simon (1930)
(1926) Jerusalem, Univ.
- BÖHM, Prof. Dr. L. K., Inst. allg. Zool. Paras.
(1926) Wien III, Tierärztl. Hochschule.
- *BÖHMIG, Prof. Dr. L. (1891) Graz (Steiermark).
- BÖRNER, Dr. C., Ober-Regierungsrat (1908) . Naumburg a. d. S., Bürger-
gartenpromenade 4.
- BOETTGER, Dr. Caesar R., Privatdozent (1931)
(1926) Berlin-Friedenau, Wieland-
straße 38.
- v. BOETTICHER, Dr. Hans, Dir. Mus. (1928) . Coburg, Hofgarten 6.
- *BORGERT, Prof. Dr. A. (1896) Bonn, Kaufmannstraße 45.
- BOUŠEK, Prof. Dr. R. M., Oberrealschule (1920)
(1926) Tábor, Vodárenská 856,
Tschechoslowakei.
- BOZLER, Prof. Dr. Emil, Privatdozent (1924)
(1926) München 2 NW, Zool. Inst.,
Luisenstraße 14.
- v. BRAND, Dr. Frh. Theodor (1925) Hamburg 4, Tropeninstitut,
Bernhard-Nocht-Str. 74.
- *BRANDES, Prof. Dr. G. (1891) Dresden, Zool. Garten.

- BREITFUSS, Prof. Dr. Leonid (1933) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- *BRESSLAU, Prof. Dr. Ernst (1902) Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- BROCK, Dr. Friedrich, Inst. Umweltforsch.
Zool. Garten (1930) Hamburg 36, Tiergartenstr. 1.
- BROHMER, Prof. P., Doz. Biol. Pädagog. Ak.
(1923) Kiel, Krusenrotter Weg 67.
- *BRÜEL, Prof. Dr. L. (1899) Halle a. d. S., Zool. Inst.,
Domplatz 4.
- BRUNNMÜLLER, Frl. Dr. Emma (1929) Wien 18, Herbeckstr. 124.
- BUCHNER, Prof. Dr. P. (1911) Breslau 9, Zool. Inst., Stern-
straße 21.
- v. BUDDENBROCK, Prof. Dr. W. (1917) Kiel, Zool. Inst., Hegewisch-
straße.
- BÜCKMANN, Dr. Adolf, Ass. Biol. Anst. (1923) Helgoland.
- *BUSCH, Dr. Werner, Stadtarzt (1908) Magdeburg, Werner-Fritze-
Straße 8.
- *v. BUTTEL-REEPEN, Prof. Dr. H., Leiter des
Staatl. Naturhistor. Mus. (1902) Oldenburg i. O., Bismarck-
straße 32.
- COHN, Dr. Ludwig (1913) Bremen, Städtisches Mus.
- COLLIN, Prof. Dr. Anton (1890) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
- *CORI, Prof. Dr. C. J. (1891) Prag II, 1594, Weinbergg. 3.
- DAHL, Frau Maria (1930) Berlin N 4, Invalidenstr. 43,
Zool. Museum.
- *DAMPF, Dr. A., Regierungsentomologe (1912) Mexiko D. F., Avenita Insur-
gentes 171.
- DEEGENER, Prof. Dr. P. (1902) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
lidenstraße 43.
- DEMOLL, Geh.-Rat, Prof. Dr. R., Fischerei-
biolog. Institut (1909) München 2 NO 6, Veterinär-
straße 6.
- DINGLER, Prof. Dr. Max, Forstinst. (1928) Gießen, Plockstraße 13/3.
- *DÖDERLEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. L. (1890) München, Herzogstraße 64 I.
- DOHRN, Prof. Dr. Reinhard (1907) Neapel, Acquario, Stazione
Zoologica.
- DOTTERWEICH, Dr. Heinz, Privatdoz., Zool.
Inst. Techn. Hochsch. (1929) Dresden-A., Bismarckplatz.
- *DRIESCH, Prof. Dr. Hans (1890) Leipzig, Universität.
- DROST, Dr. Rud. (1923) Helgoland, Biol. Anst.
- DUNCKER, Prof. Dr. G. (1899) Hamburg I, Zool. Institut u.
Museum, Steintorwall.
- DÜRKEN, Prof. Dr. B. (1914) Breslau 16, Inst. Entw.-mech.
Vererb., Maxstr. 14.
- *ECKSTEIN, Geh.-Rat Prof. Dr. K. (1890) Eberswalde b. Berlin, Forst-
akademie.
- EGGERS, Prof. Dr. Friedr. (1922) Kiel, Zool. Inst., Hegewisch-
straße.

- EGGERT, Dr. Bruno, Privatdoz. (1931) Tübingen; Zool. Institut.
- EIDMANN, Prof. Dr. H. (1923) Hann.-Münden, Forstl. Hochschule.
- EISENTRAUT, Dr. M. (1920) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- ELVEN, Dr. Eduard (1928) Uerdingen a. Niederrhein, Am Wallgarten 3.
- *VAN EMDEN, Dr. Fritz (1923) Dresden-Blasewitz, Jungstraße 22.
- ENTZ, Prof. Dr. GÉZA jr. (1912) Tihany (Ungarn), Biologiei Intezet.
- ERDMANN, Dr. W. (1931) Helgoland, Biol. Anst.
- *ERDMANN, Fr. beamt. a. o. Prof. Dr. Rh., Vorstand Inst. exper. Zellf. (1910) Berlin NW 6, Charité, Luisenstraße 9 II.
- *ERHARD, Prof. Dr. Hub. (1911) Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.
- ESCHERICH, Geh.-Rat Prof. Dr. K., Institut f. angewandte Zoologie (1899) München, Amalienstr. 52.
- EVENIUS, Dr. J. (1925) Stettin, Landwirtschaftskammer, Werderstr. 32.
- FARKAS, Prof. Dr. B. (1927) Szeged, System. Zool. Inst.
- FEUERBORN, Prof. Dr. H. J. (1923) Münster, Westf., Zool. Inst.
- FISCHER, Dr. Werner (1928) Groningen, Physiol. Inst.
- FISCHER, Prof. Dr. W. (1922) Bergedorf bei Hamburg, Auguststraße 3.
- *FLEISCHMANN, Prof. Dr. A. (1903) Erlangen, Zool. Inst.
- FRAENKEL, Dr. Gottfried, Privatdozent (1930) Frankfurt a. M., Robert-Mayer-Str. 6, Zool. Inst.
- V. FRANKENBERG, Dr. G., Dir. Naturhist. Mus. (1921) Braunschweig, Schleinitzstraße 14.
- *FRANZ, Prof. Dr. Viktor (1907) Jena, Zool. Inst.
- FREUDENSTEIN, Dr. K., Lehranst. Bienenzucht (1929). Marburg (Lahn), Zool. Inst.
- *FREUND, Prof. Dr. Ludwig, Ass. am Tierärztlichen Institut (1906) Prag II, Taborgasse 48.
- FRIEDERICHs, Prof. Dr. Karl, Reg.- u. Ökonominerat a. D. (1907) Rostock, Prinz-Friedrich-Karl-Straße 6.
- FRIELING, Cand. H. (1933) Göttingen, Weender Str. 7.
- *FRIESE, Prof. Dr. H. (1890) Schwerin i. M., Kirchenstr., Friesenhaus.
- *V. FRISCH, Prof. Dr. K. (1911) München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstraße 14.
- GEBBING, Dr. J., Direktor d. Zool. Gartens (1923) Leipzig, Pfaffendorfer Str. 29.
- GEIGY-RACINE, Dr. Rudolf, Ass. (1931) Basel, Zool. Anst.
- GEINITZ, Prof. Dr. Bruno (1922) Freiburg i. B., Inst. Bienenk.

- v. GELEI, Prof. Dr. J. (1925) Szeged, Zool. Inst., Tisza-Lajos-Körut 6 (Ungarn).
- GERHARDT, Prof. Dr. Ulrich (1905) Halle a. d. S., Anat.-Physiol. Inst., Wilhelmstr. 27/28.
- *GIERSBERG, Prof. Dr. H. (1921) Breslau, Zool. Inst., Sternstraße 21.
- GOETSCH, Prof. Dr. Wilh. (1922) München 2 NW, Zool. Inst., Luisenstraße 14.
- GOFFART, Dr. H., Biolog. Reichsanst. (1926) Kitzberg b. Kiel.
- *GOLDSCHMIDT, Prof. Dr. R., Kaiser-Wilhelm-Inst. f. Biologie (1902) Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße.
- GRAUPNER, Dr. Heinz (1927) Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
- GRIMPE, Prof. Dr. G. (1915) Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
- *GRUBER, Geh. Hofrat Prof. Dr. A. (1890) Schachen bei Lindau, Bodensee, Lindenhof.
- GRÜNEBERG, Dr. Hans (1931) Bonn, Meckenheimer Str. 40 I.
- *GUENTHER, Prof. Dr. Konrad (1903) Freiburg i. Br., Reichsgrafenstraße 18.
- HAAS, Dr. F. (1922) Frankfurt a. M., Senckenb. Mus., Victoriaallee 7.
- HAASE-EICHLER, Dr. Rudolf (1922) Berlin NW 7, Schließfach 108.
- HAECKEL, Dr. Werner, Studienrat (1924) Osterode (Ostpr.), Dohnastr.
- HÄMMERLING, Dr. J., Privatdoz., Kaiser-Wilhelm-Inst., Biol. (1928) Berlin-Dahlem, Boltzmannstr.
- HAEMPEL, Prof. Dr. Oskar, Vorst. Lehrkanzel, Hydrob. Fischerei, Hochsch. Bodenkultur (1928) Wien XIX, Nedeagasse 12.
- HÄNEL, Dr. Herbert, Ass. (1933) Leipzig C 1, Zool. Inst., Talstraße 33.
- v. HAFFNER, Prof. Dr. Konst., Kustos Zool. Inst. (1922) Hamburg I, Steintorwall.
- *HAGMANN, Dr. Gottfried (1909) Faz. Taperinha, Santarém (Para), Brasil.
- *HAGMEIER, Prof. Dr. A., Kustos d. Biol. Anst. (1920) Helgoland.
- *HAMBURGER, Frl. Dr. Clara, Assistentin (1906) Heidelberg, Zool. Inst.
- HAMBURGER, Dr. Viktor (1925) Freiburg i. Br.
- HANIEL, Dr. Curt (1928) München, Pienzenauer Str. 38.
- *HARMS, Prof. Dr. Jürgen W. (1908) Tübingen, Zool. Inst.
- HARNISCH, Dr. O. (1924) Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- *HARTERT, Dr. Ernst (1890) Berlin-Südende, Albrechtstraße 60.
- *HARTMANN, Prof. Dr. M., Kaiser-Wilhelm-Institut für Biologie (1902) Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße 2.
- HASE, Prof. Dr. A., Biol. Reichsanstalt (1912) Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.

- *HATSCHKE, Prof. Dr. B. (1891) Wien I, Zool. Inst. Univ.
 HEBERDEY, Dr. Rudolf (1929) Graz, Zool. Inst.
 HEBERER, Dr. Gerhard (1923) Tübingen, Zool. Inst.
 HECHT, Dr. Otto, Inst. Schiffs-Tropenkrankh.
 (1924) Hamburg 4, Bernhard-Nocht-
 Straße 74.
 HECK, Dr. Lutz, Direktor (1921) Berlin W 62, Zool. Garten,
 Budapester Straße 9.
 HEDICKE, Dr. Hans (1925) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
 lidenstraße 43.
 HEIDERMANN, Dr. Curt, Privatdoz. (1929) Bonn, Zool. Inst.
 *HEMPELMANN, Prof. Dr. F. (1905) Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
 HENKE, Dr. Karl (1925) Göttingen, Zool. Inst.
 *HENKING, Geh.-Rat Prof. Dr. (1890) Berlin-Friedenau, Goßler-
 straße 25 II.
 HENTSCHEL, Prof. Dr. E. (1912) Hamburg I, Zool. Inst. u.
 Mus., Steintorwall.
 HERBST, Prof. Dr. C. (1914) Heidelberg, Zool. Inst.
 HERFS, Dr. Adolf (1922) Leverkusen bei Köln, Kasino I.
 HEROLD, Dr. W. (1912) Swinemünde, Wasserstr. 2.
 HERTER, Prof. Dr. Konrad (1921) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
 lidenstraße 43.
 HERTLING, Dr. Helmuth, Oberass. d. Biol. Anst.
 (1921) Helgoland.
 HERTWIG, Frl. Prof. Dr. Paula (1926) Berlin-Grunewald, Wangen-
 heimstraße 28.
 HERTZ, Frl. Dr. Mathilde, Privatdoz. (1928) Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-
 Inst. Biol., Boltzmannstr.
 HESSE, Prof. Dr. Erich, Kustos (1920) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
 lidenstraße 43.
 HESSE, Prof. Dr. R. (1898) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
 lidenstraße 43.
 *HEYMONS, Prof. Dr. Richard (1892) Berlin N 4, Landwirtschaftl.
 Hochsch., Invalidenstr. 42.
 *HILZHEIMER, Prof. Dr. M. (1906) Berlin S 14, Märkisch. Mus.
 HIMMER, Dr. A. (1922) Erlangen, Anstalt Bienenzucht.
 *HIRSCH-SCHWEIGGER, Dr. Erwin, Fischerei-
 Direktor (1913) Altona, Flottbecker Chaussee
 Nr. 16.
 HIRSCH, Dr. Gottwalt Ch. (1922) Utrecht, Zool. Labor., Abt.
 exper. Histol., Janskerk-
 hof 3.
 HOFFMANN, Prof. Dr. Hans (1921) Jena, Zool. Inst.
 *HOFFMANN, Prof. Dr. R. W. (1899) Göttingen, Zool. Inst.
 HOLTFFRETER, Dr. Johannes, Ass. (1929) Berlin-Dahlem, Kaiser-Wil-
 helm-Institut Biol., Boltz-
 mannstraße 2.
 *HOLTZINGER-TENEVER, Hans (1913) Oldenburg, Holtzingerstraße.
 ILSE, Frl. Dr. Dora (1929) Heidelberg, Zool. Inst.

- JACOBI, Prof. Dr. Arnold, Direktor des Zoolog.
Museums (1901) Dresden-A., Zwinger.
- JACOBS, Dr. Werner (1925) München 2 NW, Zool. Inst.,
Luisenstraße 14.
- JANISCH, Reg.-Rat Dr. Ernst, Biolog. Reichs-
anstalt (1924) Berlin-Dahlem, Königin-
Luise-Str. 19.
- JANSON, Prof. Dr. O. (1933) Köln, Dellbrück.
- JAPHA, Prof. Dr. Arnold (1907) Halle a. d. S., Schwuchtstr. 17.
- JOLLOS, Prof. Dr. Victor (1911) Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-
Inst. Biol., Boltzmannstr. 2.
- *JORDAN, Prof. Dr. H. J. (1902) Utrecht, Frans-Hals-Straat 19.
- *JORDAN, Dr. K., Zool. Mus. (1901) Tring, Herts (England).
- JOSEPH, Prof. Dr. H. (1924) Wien I, 2. Zool. Inst., Ring d.
12. November.
- JUNKER, Dr. Herm., Pilzforsch.-Inst., Kranken-
haus Eppendorf (1922) Hamburg 20, Martinstraße.
- JUST, Prof. Dr. Günther (1921) Greifswald, Zool. Inst.
- KÄNDLER, Dr. Rudolf (1924) Hamburg 5, Kirchenallee 47.
- *v. KENNEL, Prof. Dr. J., Wirkl. Staatsrat, Exc.
(1891) Waldtrudering bei München,
Rudolfstr. 1.
- KERR, Prof. Graham (1925) Glasgow, Dep. Zool. Uni-
versity.
- KISSELBACH, Drd. Anton (1933) Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
- *KLATT, Prof. Dr. Berthold (1920) Halle a. d. S., Zool. Inst.,
Domplatz 4.
- KOCH, Dr. Anton (1924) Breslau 9, Zool. Inst., Stern-
straße 21.
- *KÖHLER, Prof. Dr. Aug. (1892) Jena, Roonstraße 9.
- *KOEHLER, Prof. Dr. Otto (1914) Königsberg i. Pr., Zool. Inst.,
Sternwartestraße 1.
- *KÖNIG, Geh.-Rat Prof. Dr. Al. (1890) Bonn, Koblenzer Str. 164.
- *KOLBE, Prof. H. J. (1892) Berlin-Lichterfelde W, Stein-
ackerstraße 12.
- KOLLER, Dr. Gottfried (1925) Berlin-Dahlem, Kaiser-Wilh.-
Inst. Biol., Boltzmannstr. 2.
- KONSULOFF, Prof. Dr. Stefan (1921) Sofia, Zool. Inst., Oberische-
straße 11.
- KOSSWIG, Prof. Dr. Curt (1928) Braunschweig, Technische
Hochschule.
- KRIEG, Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Staatssamm-
lung (1928) München 2 C 7, Neuhauser
Straße 51.
- KRIMMEL, Dr. Otto, Prof. am Höh. Lehrerinnen-
seminar (1908) Stuttgart, Neckarstr. 39A.
- KRÖNING, Dr. Friedr., Privatdoz. (1922) Göttingen, Zool. Inst.
- KRÜGER, Dr. Fr. Zool. Inst. (1928) Münster, z. Z. Utrecht.

- KRÜGER, Prof. Dr. Paul (1911) Wien I, 1. Zool. Inst., Ring d.
12. November.
- KRUMBIEGEL, Dr. Ingo (1929) Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal-
straße 33.
- *KÜHN, Prof. Dr. A. (1908) Göttingen, Zool. Inst.
- *KÜNKEL, Prof. Carl, Schulkommissär (1900) Heidelberg, Mittelstraße 44.
- KÜNNE, Dr. Clemens (1928) Helgoland, Biol. Anst.
- *VON KÜNSSBERG, Freifrau Dr. Katharina (1910) Heidelberg, Bergstraße 53.
- KUHL, Dr. Willi, Ass. (1923) Frankfurt a. M., Zool. Inst.,
Robert-Mayer-Straße 6.
- KUHLGATZ, Prof. Dr. Th. (1919) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
lidenstraße 43.
- KUHN, Dr. Otto, Privatdoz. (1922) Göttingen, Zool. Inst.
- KUMMERLÖWE, Dr. Hans (1929) Leipzig C 1, Zool. Inst., Tal-
straße 33.
- KUNTZEN, Prof. Dr., Kustos (1921) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
- *LANDAUER, Dr. Walter (1922) Storrs, Agric. Exper. Stat.,
Connecticut.
- *LAUTERBORN, Prof. Dr. R. (1895) Freiburg i. Br., Forstzool.
Institut.
- LEBEDINSKY, Prof. Dr. N. G. Vgl. anat.-exper.-
zool. Inst. (1924) Riga (Lettland), Albertstr. 10.
- LEHMANN, Dr. F. E. (1926) Bern, Zool. Inst., Schweiz.
- LEHMENSICK, Dr. R. (1929) Bonn, Zool. Inst.
- LEIBER, Prof. Dr. A. (1903) Heidelberg-Handschuhsheim,
Rohloch 19.
- LEINER, Dr. Michael, Studienrat (1932) Bremen, Carlshafenerstr. 59.
- LEISEWITZ, Prof. Wilhelm, Hauptkonservator,
Abteilungsleiter (1928) München 25, Wolfratshauser
Straße 17/6.
- V. LENGERKEN, Prof. Dr. H. (1917) Berlin N 4, Landwirt. Hoch-
schule, Invalidenstr. 42.
- LENZ, Dr. Fr., Privatdozent, Hydrob. Anst.
(1923) Plön.
- V. LINDEN, Gräfin Prof. Dr. Maria (1902) Bonn a. Rh., Quantiusstr. 13.
- LINDNER, Dr. Erwin (1922) Stuttgart, Naturaliensammlg.
- LINKE, Dr. Otto (1913) Leipzig S 3, Selnecker Str. 4 II.
- LISSNER, Dr. Helmuth, Fischereibiolog. Abt. d.
Zool. Mus. (1922) Hamburg 5, Kirchenallee 47.
- LIST, Prof. Dr. Th., Mus. u. Technische Hoch-
schule (1903) Darmstadt, Stiftstraße 29.
- *LÖHNER, Prof. Dr., Physiol. Inst. (1912) Graz, Halbärthgasse 6.
- LOEWENTHAL, Dr. Hans (1922) Berlin-Schöneberg, Martin-
Luther-Straße 45.
- LOHMANN, Prof. Dr. H., Zool. Staatsinstitut u.
Mus. (1907) Hamburg 1, Steintorwall.
- LUDWIG, Dr. W., Privatdoz. (1926) Halle a. d. S., Zool. Inst.,
Domplatz 4.

- LÜTTSCHWAGER, Dr. H. (1925) Zoppot bei Danzig, Kollathstraße 7.
- LUTHER, Prof. Dr. Alex., Vorst. Zool. Stat. Tvärminde (1926) Helsingfors, Djurgårdsvillan 8.
- *MANGOLD, Prof. Dr. Otto, Kaiser-Wilhelm-Institut Biol. (1922) Berlin-Dahlem, Boltzmannstraße 2 (v. 1. Okt. 1933, Erlangen, Zool. Inst.)
- MARCUS, Prof. Dr. E. (1919) Berlin N 4, Zool. Inst., Invalidenstraße 43.
- MARTIN, Geh.-Rat, Prof. Dr. Paul (1902) Gießen, Tieranatomie.
- *MARTINI, Prof. Dr. E. (1906) Hamburg 4, Tropeninstitut, Bernhard-Nocht-Str. 74.
- MASSLOW, Dr. Alexander W., Biol. Labor. Med. Inst. (1931) Charborowsk.
- MATTES, Dr. Otto, Privatdoz. (1929) Marburg (Lahn), Zool. Inst.
- MATTHES, Prof. Dr. E. (1921) Greifswald, Zool. Inst.
- *MATZDORFF, Prof. Dr. C., Oberstudiendirektor (1891) Berlin-Niederschönhausen, Lindenstraße 36.
- MAYR, Dr. Ernst (1926) New York, American Mus.
- MEISE, Dr. Wilhelm (1928) Dresden-A., Zool. Mus., Zwinger.
- MERKER, Prof. Dr. Ernst (1921) Gießen, Zool. Inst.
- MERTENS, Dr. R. (1921) Frankfurt a. M., Senckenb. Mus., Victoriaallee 7.
- *MERTON, Prof. Dr. Hugo (1907) Heidelberg, Philosophenweg Nr. 11.
- *MEYER, Prof. Dr. Adolf, Bibliotheksrat und Privatdozent (1921) Hamburg 26, Sievekinsallee 10.
- MEYER, Dr. Eckart, Biol. Reichsanst. (1933) Kiel-Kitzeberg.
- MEYER, Dr. Erich (1929) Leipzig N 22, Kanalstr. 1.
- *MICHAELSEN, Prof. Dr. W. (1897) Hamburg I, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
- MIELCK, Prof. Dr. W., Direktor d. Biol. Anst. (1920) Helgoland.
- MILANI, Dr. Alfons (1893) Eltville a. Rh.
- MLOJEVIĆ, Prof. Borivoje D. (1923) Belgrad (Jugoslavia), Nemanjina ul 16.
- MOHR, Frh. Erna (1917) Hamburg I, Zool. Mus., Steintorwall.
- MOSER, Frau Dr. F. Hoppe (1911) München, Franz-Joseph-Str. Nr. 19.
- *MOSER, Prof. Dr. Joh. (1919) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- MUDROW, Frh. Dr. Lilly (1933) Düsseldorf-Oberkassel, Markgrafenstraße 13.
- *MÜLLER, Geh.-Rat Prof. Dr. G. W. (1892) Greifswald, Zool. Inst., Roonstraße 3.

- MÜLLER, Dr. Herb. Const. (1914) Bombay, Brit.-Indien, Post Box 991.
- MÜLLER, Prof. Lorenz, Hauptkonservator,
Zool. Sammlung (1928) München 39, Kratzerstr. 16.
- MURR, Dr. Erich, Privatdoz. Landw. Hochsch.
(1926) Berlin-Zehlendorf, Riemeister-
straße 144.
- MUTSCHELLER, Dr. Fr. (1928) Salem (Baden).
- *NACHTSHEIM, Prof. Dr. H., Inst. Vererbungs-
forsch. (1913) Berlin-Dahlem, Schorlemer
Allee.
- NACHTWEY, Dr. Robert (1923) Bremen, Kreftingstr. 16.
- *NERESHEIMER, Dr. Eugen, Abt.-Vorstand an der
Landw. Chem. Versuchsstat. (1903) Wien IX, Borsckegasse.
- NEU, Dr. Wolfgang, Zool. Inst., Landw. Hoch-
schule (1932) Ankara (Türkei).
- *NIEDEN, Dr. Fritz, Doz. techn. (1909) Barmen, Jülich-Land.
- *NOWIKOFF, Prof. Dr. M. (1923) Prag II, U. Karlowa 3.
- *OBST, Dr. Paul (1904) Berlin-Friedenau, Becker-
straße 2 II.
- *OKA, Prof. Dr. Asajiro (1896) Tokio, Kawada-mati, Usigome.
- OKA, Dr. Hidemiti (1929) Tokio.
- OSTERWALD, Cand. Hans (1923) Halle a. d. S., Schwimmer-
weg 34.
- PANDAZIS, Dr. Georg (1928) Athen, Piräusstr. 24.
- *PAPPENHEIM, Prof. Dr. P. (1906) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
- PARISER, Frä. Dr. Käte (1921) Berlin-Charlottenburg 9, Hes-
senallee 13.
- PAX, Prof. Dr. Ferd. (1924) Breslau IX, Zool. Institut,
Sternstraße 21.
- PENNERS, Prof. Dr. Andreas (1921) Würzburg, Zool. Inst., Rönt-
genring 10.
- *PENTHER, Dr. A. (1898) Wien I, Staatsmus., Burg-
ring 7.
- PETERS, Dr. Hans (1933) Münster, Westf., Zool. Inst.
- PETERS, Dr. Nic. (1929) Hamburg I, Zool. Mus., Stein-
torwall.
- PETZOLD, Frä. Dr. Wiltrud (1928) Falkenau b. Flöha (Sachsen).
- PINTNER, Prof. Dr. Th. (1912) Wien I, Zool. Inst. Univers.
- *PLATE, Prof. Dr. L. (1890) Jena, Zool. Inst.
- PLEHN, Frau Prof. Dr. Marianne, Biolog. Ver-
suchsanstalt für Fischerei (1921) München, Veterinärstr. 6.
- *POCHE, Dr. Franz, Kustos (1911) Wien I, Naturhist. Museum,
Zool. Abt., Burgring 7.
- POHLE, Dr. Hermann (1921) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
- PORTMANN, Prof. Dr. Adolf (1931) Basel, Zool. Anst.
- *PRATJE, Prof. Dr. Andre, Konservator (1921) Erlangen, Anatom. Anstalt.

- *PRELL, Prof. Dr. H., Zool. Inst., Forstl. Hochschule (1908) Tharandt.
 PRELL, Frau Dr. A. (1921) Tharandt.
 PUKOWSKI, Frl. Dr. Erna (1933) Frankfurt a. M., Schumann-
 straße 5.
 QUERNER, Dr. Friedrich Ritter v. (1928) Wien IX, Wasagasse 31 bei
 A. Braun.
 RAHM, Prof. Dr. Gilbert (1921) Freiburg (Schweiz), Zool. Inst.
 RAMME, Prof. Dr. W. (1922) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
 lidenstraße 43.
 RAMMNER, Dr. W. (1926). Leipzig N 26, Fuchs-Nordhoff-
 Straße 90.
 RAUTHER, Prof. Dr. Max (1905) Stuttgart, Naturaliensamm-
 lung.
 REBEL, Hofrat Prof. Dr. Hans, Dir. Zool. Abt.,
 Naturhist. Mus. Wien I, Burgring 7.
 REDENZ, Dr. Ernst (1924) Würzburg, Anat. Inst.
 REICHENOW, Prof. Dr. Eduard (1912) Hamburg 4, Tropeninstitut,
 Bernhard-Nocht-Str. 74.
 *REICHENSFELDER, Prof. Dr. A. (1911) Bonn, Zool. Inst.
 REINIG, Dr. W. F., Wiss. Hilfsarb. Akad. Wiss.
 (1930) Berlin N 4, Zool. Inst., Inva-
 lidenstraße 43.
 REISINGER, Prof. Dr. Erich (1927) Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
 REITH, Dr. F., Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928) Breslau 16, Maxstraße 14.
 REMANE, Prof. Dr. Adolf (1921) Kiel, Hegewischstraße, Zool.
 Institut.
 *RENGEL, Prof. Dr. C. (1900) Woltersdorf bei Erkner, Kalk-
 seestraße 14.
 RENSCH, Dr. Bernh. (1923) Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
 lidenstraße 43.
 RETHFELDT, Dr. Christoph, Doz. Biol., Päd-
 agog. Akad. (1921) Elbing.
 *RHUMBLER, Prof. Dr. L. (1893) Hann.-Münden, Veckerhage-
 ner Straße 73.
 RIETSCHEL, Dr. P. E., Ass., Zool. Inst. (1933) Frankfurt a. M., Victoria-
 allee 5.
 RIES, Dr. Erich (1930) Köln, Zool. Inst., Eifelplatz.
 ROCH, Dr. Felix, Ass. D. wiss. Komm. Meeres-
 unters. (1925) Schilksee bei Friedrichsort
 (Kieler Förde).
 RÖSCH, Dr. G. A., Privatdoz. (1924) Hohenheim b. Stuttgart, Land-
 wirtschaftl. Hochschule.
 ROEWER, Prof. Dr. C. Fr., Studienrat (1913) Bremen, Am Weidedamm 5.
 ROHDE, Geh.-Rat Prof. Dr. E. (1905) Breslau 9, Zool. Inst., Stern-
 straße 21.
 ROSENWALD, Dr. Kurt (1928) München 2 NO, Oekinger-
 straße 23^I.

- ROTH, Dr. Hans (1930) Wiesbaden, Frankfurter
Straße 19.
- *v. ROTHSCHILD, Lord Dr. W. (1900) Tring. Herts (England).
- ROTMANN, Dr. Eckhard (1931) Freiburg i. Br., Zool. Inst.
- *SARASIN, Dr. Fritz (1890) Basel, Spitalstraße 22.
- SATŌ, Dr. Tadao (1931) Tokyō, z. Zt. Berlin-Dahlem,
Kaiser-Wilh.-Inst. Biol.,
Boltzmannstraße 2.
- SCHARNKE, Dr. Hans (1931) Dresden-N., Düppelstr. 23 (bei
Prof. Nuoffer)
- SCHARRER, Dr. E. (1928) München 13, Augusten-
straße 111 II.
- *SCHAXEL, Prof. Dr. Jul., Anst. f. exper. Biol.
(1910) Jena, Reichardsteg 4.
- *SCHAUNISLAND, Prof. Dr. H. (1890) Bremen, Mus., Humboldtstr.
- *SCHELLENBERG, Prof. Dr. Adolf, Kustos (1921)
Berlin N 4, Zool. Mus., Inva-
lidenstraße 43.
- SCHEURING, Prof. Dr. Ludwig, Biol. Versuchs-
anstalt für Fischerei (1921) München 2 NO 6, Veterinär-
straße 6.
- SCHILDER, Dr. F. A., Ass. Biol. Reichsanstalt
(1927) Naumburg a. d. S.
- SCHLEIP, Prof. Dr. Waldemar (1906) Würzburg, Zool. Inst., Rönt-
genring 10.
- SCHLIEPER, Dr. Curt, Privatdozent (1926) Marburg (Lahn), Zool. Inst.
- SCHLOTTKE, Dr. Egon, Privatdoz. (1933) Rostock, Meckl., Zool. Inst.,
Blücherplatz.
- SCHMEIL, Prof. Dr. O. (1906) Heidelberg, Schloß Wolfs-
brunnenweg 29.
- SCHMIDT, Dr. Martin (1924) Spandau, Seegfelder Str. 137.
- *SCHMIDT, Prof. Dr. W. J. (1909) Gießen, Zool. Inst.
- SCHNEIDER, Dr. K. M., Ass. Zool. Garten
(1923) Leipzig, Pfaffendorfer Str. 29.
- *SCHRÖDER, Prof. Dr. Olaw (1906) Kiel, Zool. Mus.
- *SCHUBERG, Geh.-Rat Prof. Dr. A., Mitglied d.
Reichsgesundheitsamts (1890) Berlin-Groß-Lichterfelde-
West, Knesebeckstr. 7.
- *SCHUBOTZ, Prof. Dr. H. (1913) Berlin W 10, Friedrich-
Wilhelm-Str. 8/9.
- *v. SCHUCKMANN, Reg.-Rat Dr. W., Reichs-
gesundheitsamt (1909) Berlin-Groß-Lichterfelde-
West, Gerichtsstraße 12.
- SCHULZE, Prof. Dr. P. (1913) Rostock, Zool. Inst.
- SCHUURMANS STEKHOFEN jr., J. H., Privatdoz.
(1913) Utrecht, Zool. Laborat., Jans-
kerkhof 3.
- SCHWANGART, Prof. Dr. F. (1903) Gräfelfing b. München, Villa
Feuge, Wandlhamerstr. 25.

- SCHWARZ, Dr. Eugen (1933) Berlin-Friedenau, Laubacher
Straße 19, Portal 2.
- SCHWARZ, Dr. Fritz, Studienass. (1933) Passau, Leopoldstr. 7.
- SEIDEL, Prof. Dr. Friedrich (1924) Königsberg i. Pr., Zool. Inst.
- SEILER, Prof. Dr. Jakob, Zool. Inst. (1921) Zürich.
- *SEITZ, Prof. Dr. A. (1891) Darmstadt, Bismarckstr. 59.
- *DE SELYS LONGCHAMPS, Dr. Marc (1911) Brüssel, Avenue Jean Lin-
den 61.
- SPEK, Prof. Dr. J. (1921) Heidelberg, Zool. Inst.
- SPEMANN, Geh.-Rat Prof. Dr. Hans (1900) Freiburg i. Br., Goethestr. 53.
- SPIEGEL, Dr. Arnold (1926) Tübingen, Zool. Inst.
- SPREHN, Prof. Dr. med. Curt (1925) Leipzig, Tierärztl. Inst.,
Linnéstraße 11.
- *SPULER, Prof. Dr. A. (1882) Erlangen, Heuwaagstraße.
- STADLER, Dr. med. H. (1922) Lohr a. Main.
- STAMMER, Dr. Hans Jürgen, Privatdozent (1923) Breslau 9, Zool. Inst., Stern-
straße 21.
- *STECHE, Prof. Dr. (1907) Leipzig, König-Johann-
Straße 16.
- STECHOW, Prof. Dr. Eb. (1910) München 2 C 7, Zool. Samml.
Neuhauser Straße 51.
- STEHLI, Dr. Georg (1925) Stuttgart, Pfizerstraße 5.
- STEINBÖCK, Prof. Dr. Otto (1932) Innsbruck, Zool. Inst., Univer-
sitätsstr. 4.
- *STEINER, Prof. Dr. G., Bureau Plant Industry
U. S. Dep. Agric. (1919) Washington, D. C.
- STEINER, Dr. Gerolf., Ass. (1933) Heidelberg, Zool. Inst.
- STEINITZ, Dr. med. Walter (1927) Breslau 13, Kaiser-Wilhelm-
straße 64.
- *STEINMANN, Prof. Dr. Paul (1908) Aarau, Kantonschule(Schweiz).
- STELLWAAG, Prof. Dr. F., Anstalt f. Wein- u.
Obstbau (1914) Neustadt a. d. Haardt, Gim-
meldinger Straße 6.
- *STEMPELL, Prof. Dr. W. (1899) Münster i. W., Gertruden-
straße 31.
- STERN, Dr. Curt (1928) Cold Spring Harbor, Carnegie
Inst., Dep. Genetics.
- STETTER, Dr. (1928) München 2 NW, Zool. Inst.,
Luiseastr. 14.
- *STEUER, Prof. Dr. Adolf (1906) Rovigno d'Istria. Ist. Biol.
marina.
- STICHEL, Dr. W., Kustos Reichszentr. Pelz-
tierforschung (1928) Berlin-Hermsd., Hillmann-
straße 7 u. Leipzig, Zen-
tralstraße 3.
- STIEVE, Prof. Dr. Hermann, Anat. Inst. (1923) Halle a. d. S., Gr. Steinstr. 52.
- *STILES, Prof. Dr. Charles Wardell (1894) Washington, Cleveland Ave-
nue 3218.

- *STITZ, Herm., Konrektor (1900) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- STOLTE, Prof. Dr. Hans-Adam (1921) Tübingen, Zool. Inst.
- STORCH, Prof. Dr. Otto (1922) Graz, Zool. Inst.
- *ZUR STRASSEN, Geh.-Rat Prof. Dr. (1895) Frankfurt a. M., Zool. Inst., Robert-Mayer-Straße 6.
- STREBEL, Dr. Otto, Studienrat (1928) Speyer a. Rh., Schandensteinstraße 10.
- *STRESEMANN, Prof. Dr. Erwin (1923) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- *STRODTMANN, Dr. S., Studiendirektor (1897) Wilhelmsburg a. d. Elbe.
- *STROHL, Prof. Dr. Hans (1909) Zürich, Zool. Inst.
- v. STUDNITZ, Dr. Gotthilf (1933) Kiel, Niemannweg 87.
- *v. STUMMER-TRAUNFELS, Prof. Dr. Rud. (1926) Graz, Zool. Inst.
- SÜFFERT, Dr. Fritz, Privatdoz. (1923) Freiburg i. Br., Zool. Inst.
- SZIDAT, Dr. Lothar, Ass. (1923) Königsberg i. Pr., Kl. Schloßteichstraße.
- TAUBE, Prof. Dr. Erwin (1921) Riga, Herder-Institut (Lettland).
- THIEL, Dr. Max-Egon (1924) Hamburg 1, Zool. Inst. u. Mus., Steintorwall.
- *THIELE, Prof. Dr. Joh. (1891) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- *THIENEMANN, Prof. Dr. Aug. (1912) Plön, Hydrobiolog. Anst. der Kaiser-Wilhelm-Gesellsch.
- *THORSCH, Dr. med. Emil (1909) Berlin-Schmargendorf, Kudostraße 17/18.
- TITSCHACK, Dr. Erich (1921) Hamburg 1, Zool. Inst. Mus., Steintorwall.
- TOEDTMANN, Dr. W. (1925) Hamburg 22, Finkenau 19.
- TÖNNIGES, Prof. Dr. C. (1902, 1929) Marburg (Lahn), Zool. Inst.
- TORNIER, Prof. Dr. G. (1905) Berlin N 4, Zool. Mus., Invalidenstraße 43.
- TRAPPMANN, Dr. Walter, Biol. Reichsanstalt (1924) Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19.
- TROJAN, Prof. Dr. Emanuel (1921) Prag II, Vinná 3, Zool. Inst. d. Univ.
- v. UBISCH, Prof. Dr. Leopold (1921) Münster, Westf., Zool. Inst., Johannisstraße.
- UCHIDA, Dr. TOHRU (1930) Sapporo, Zool. Inst. Biol. Fak. Univ.
- UDE, Studienrat Prof. Dr. H. (1911) Hannover, Sallstraße 44 II r.
- UHLMANN, Prof. Dr. E. (1922) Jena, Phylet. Mus.
- ULRICH, Dr. Werner, Privatdoz. (1923) Berlin-Dahlem, Inst. Bienenk., Lentzeallee.
- *VEJDOVSKY, Prof. Dr. F. (1900) Prag, Zool. Inst. d. Böhm. Univ.

- *VERSLUYS, Prof. Dr. J. (1907) Wien I., 2. Zool. Inst., Ring d.
12. November.
- VITZTHUM, Dr. Graf Hermann (1924) Berlin W 30, Neue Winter-
feldtstraße 30.
- VOELKEL, Reg.-Rat Dr. Hermann, Biol. Reichs-
anstalt (1924) Berlin-Dahlem, Königin-
Luise-Straße 19.
- VOGEL, Prof. Dr. Rich. (1914) Stuttgart, Naturaliensamm-
lung.
- VOGT, Prof. Dr. Walter (1922) Zürich-Küsnacht, Almend-
straße 16.
- *V. VOSS, Dr. H. (1911) Mannheim, Städt. Krankenh.
- *WACHS, Prof. Dr. Horst (1919) Stettin, Städt. Mus.
- WAGLER, Dr. E., Inst. Seenforsch. (1921) Langenargen (Bodensee).
- WAGNER, Prof. Dr. K. (1911) Kowno (Litauen). Vgl. Anat.
Institut.
- *WAHL, Hofrat Prof. Dr. Bruno, Bundesanst.
Pflanzenschutz (1900) Wien II, Trunnenstraße 1.
- WEBER, Prof. Dr. H., Techn. Hochschule
(1926) Danzig-Langfuhr.
- *WEBER, Prof. Dr. Max (1890) Erbeek (Holland).
- WEIGMANN, Dr. Rudolph (1924) Würzburg, Zool. Inst.
- WEIGOLD, Dr. H. (1932) Hannover, Provinzialmus.
- WEISS, Dr. Paul (1925) New Haven (Conn.), Yale
Univ. Osborn, Zool. Labor.
- WEISSENBERG, Prof. Dr., Anat. biol. Inst.
(1922) Berlin NW 6, Luisenstr. 56.
- WERNER, Dr. Fritz, Assist. Ohrenklinik Eppen-
dorfer Krankenhaus (1924) Hamburg 20.
- WETZEL, Dr. Arno (1923) Leipzig, Zool. Inst., Talstr. 33.
- WETZEL, Dr. Robert, Prosektor, Privatdozent
(1924) Würzburg, Anat. Inst.
- WETZEL, Dr. Rudolf, Privatdoz. (1932) Hannover, Tierärztl. Hoch-
schule, Zool. Inst.
- WEYER, Dr. Fritz (1931) Rostock, Meckl., Ent. Seminar.
- WILHELM, Prof. Dr. J., Dir. Landesanstalt
Wasserhyg. Zool. Abt., Hon.-Prof. Techn.
Hochsch. (1906) Berlin-Lichterfelde 3, Stuben-
rauchstraße 4.
- WITSCHL, Prof. Dr. Emil (1921) Iowa City, Univ., U. S. A.,
Iowa.
- WOLF, Dr. Ernst (1925) Heidelberg, Zool. Inst.
- *WOLF, Dr. Eugen (1904) Stuttgart, Haus Himmelsburg,
Obere Birkenwaldstraße 85.
- WOLFF, Dr. med. Bruno (1922) Neuzelle.
- WOLFF, Prof. Dr. Max (1910) Eberswalde, Forstakademie,
Moltkestraße 19.
- *WOLTERECK, Prof. Dr. Richard (1897) Ankara (Türkei), Zool. Inst.,
Landw. Hochsch.

- *WOLTERS DORFF, Dr. W., Kustos am Mus. (1890) Magdeburg, Domplatz 5.
 WULF, Prof. Dr. Alfred (1921) Helgoland, Biol. Anst.
 WUNDER, Prof. Dr. Wilhelm, Privatdozent
 (1922) Breslau IX, Zool. Inst., Stern-
 straße 21.
 *WUNDERLICH, Dr. Ludw. (1897) Köln.
 WURMBACH, Dr. Hermann, Privatdoz. (1929) Bonn, Zool. Inst.
 ZACHER, Dr. Friedrich, Reg.-Rat (1930) Berlin-Steglitz, Schildhorn-
 straße 9.
 ZANDER, Prof. Dr. E. (1914) Erlangen, Anst. Bienenzucht.
 ZANDT, Prof. Dr. Ferd. (1923) Konstanz, Anst. f. Bodensee-
 forschung, Reichenaustr. 8.
 *ZARNIK, Prof. Dr. Boris, Morphol. Biol. Inst.
 Salata (1909) Agram (Zagreb), Jugoslawia.
 *ZELINKA, Hofrat Prof. Dr. K. (1890) Wien III., Siegelgasse 1.
 *ZIMMER, Prof. Dr. Carl, Direktor des Zool.
 Mus. (1902) Berlin N 4, Invalidenstr. 43.
 *ZSCHOKKE, Prof. Dr. Fr. (1890) Basel, Zool. Anst.
 ZUELZER, Frl. Dr. Margarete, Reg.-Rat, Reichs-
 gesundheitsamt (1921) Berlin W 15, Lietzenburger
 Straße 40.
 *ZUGMEYER, Prof. Dr. Erich (1909) -----

C. Außerordentliche Mitglieder.

- Biologische Station (1926) Lunz a. See, Niederösterreich.
 DULTZ, Alf., Buchhändler (1922) München, Promenadenstr. 15.
 *I. G. Farbenindustrie (1922) Frankfurt a. M. 20, Grüne-
 burgplatz.
 *FISCHER, Dr. G., Verlagsbuchhändler (1922) Jena.
 HAIM, Emil, Akad. Verlagsbuchh. (1927) Wien I., Maria-Theresia-
 Straße 10.
 Instituto de Biología Santiago (Chile).
 Inst. Entw.-mech. Vererb. (1928) Breslau 16, Maxstraße 14.
 JACOBY, Kurt, Akad. Verlagsges. (1924) Leipzig, Markgrafenstr. 6.
 JUNK, Dr. W., Verlagsbuchhändler (1913) Berlin W 15, Sächsische
 Straße 68.
 SCHWEIZERBARTSche Verlagsbuchhandlung
 (1904) Stuttgart, Johannesstr. 3a.
 Staats- und Universitätsbibliothek (1923) Hamburg.
 THOST, Dr. Robert, Verlagsbuchhändler (Gebr.
 Bornträger) (1921) Berlin-Nikolassee, An der Reh-
 wiese 14.
 Universitätsbibliothek (1913) Göttingen.
 Zoologisches Institut (1922) Göttingen.
 Zoologisches Institut (1925) Halle a. d. S., Domplatz 4.
 Zoologisches Institut (1929) Münster, Westf.
 Zoologisches Institut (1932) Würzburg, Röntgenring 10.

Postscheckkonto:

Deutsche Zoologische Gesellschaft Berlin 108191.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
1. Anwesende	5
2. Tagesordnung	7
3. Vorsitz und Ansprachen	9
4. Geschäftliches	11
a) Geschäftsbericht Mai 1931 bis Dez. 1931	11
b) Geschäftsbericht Jan. 1932 bis Mai 1933	13
c) Prof. C. APSTEIN, Bericht über den Zoologischen Bericht 1931/32	15
d) Prof. C. APSTEIN, Bericht über das Tierreich 1931/32	15
e) Wahl des nächstjährigen Versammlungsortes	16
f) Deutsche Zoologische Gesellschaft und Union	16
g) Deutsche Zoologische Gesellschaft und Zweckverband	16
h) Vorwahl für 1934/35	17
i) Geschäftsordnung § 2 betreffs der Vorträge	17

Referate und Vorträge (alphabetisch nach Autoren).

10. Prof. F. BALTZER, Über die Entwicklung von <i>Triton</i> -Bastarden ohne Eikern. 3 Abb.	119
28. Prof. E. BRESSLAU, Die neue Mikro-Zeitlupe zur mikroskopischen Analyse schneller Bewegungsvorgänge (mit Film). 7 Abb.	232
29. Dr. Fr. BROCK, Suche, Aufnahme und enzymatische Aufspaltung der Nahrung durch die Wellhornschnecke <i>Buccinum undatum</i> L. 2 Abb.	243
12. Prof. H. J. FEUERBORN, Das Cypris-Stadium des Süßwasser-Rhizocephalen <i>Sesarmoxenos</i> . 2 Abb.	127
6. Prof. A. FISCHER, Gewebezüchtung und ihre Beziehung zur allgemeinen Biologie. Referat mit Film	83
22. Dr. H. GRAUFNER, Über die Entstehung des schwarzen Farbstoffes in der Fischhaut. 4 Abb.	203
20. Prof. K. v. HAFFNER, Die Mechanik der Blutbewegung bei <i>Phoronina sedentaria</i> . 7 Abb.	183
23. Dr. O. HARNISCH, Respirationsphysiologische Grundlagen der Ökologie der Chironomiden-Larven	209
9. Frl. Prof. P. HERTWIG, Geschlechtsgebundene und autosomale Kopplungen bei Hühnern	112

	Seite
34. Cand. A. KIESSELBACH, Modelle zur Entwicklungsgeschichte des Urogenitalapparates der Beutelratte. (Demonstration.)	261
14. Dr. A. KOCH, Über künstlich symbiontenfrei gemachte Insekten. 3 Abb.	143
32. Dr. G. KOLLER, Über den Einfluß des Lichtes auf die Hypophysentätigkeit des Frosches. Nur Titel	260
7. Prof. C. KOSSWIG, Genotypische und phänotypische Geschlechtsbestimmung bei Zahnkarpfen. IV.	100
36. Dr. FR. KRÜGER, <i>Epistylis umbellaria</i> «mit Nesselkapseln»	262
35. Dr. FR. KRÜGER, Ein neuartiger Respirationsapparat zur fortlaufenden manometrischen Bestimmung von Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe am gleichen Objekt in kurzen Zeitabständen	262
31. Dr. J. KRUMBIEGEL, Neue physiologische Untersuchungen über geographische Rassen	258
27. Dr. O. MATTES, Experimentelle Untersuchungen über die Zwischenwirtsfrage von <i>Dicrocoelium lanceatum</i> und die Wirtsauffindung durch die Miracidien von <i>Fasciola hepatica</i> und Demonstration.	227
32. Prof. E. MATTHES, Bau und Funktion der Lippensäume wasserlebender Urodelen. Nur Titel	260
32. Frl. Dr. L. MUDROW, Intrazelluläre Symbionten der Zecken. (Demonstration) nur Titel	260
18. Dr. N. PETERS, Über die Wanderungen der chinesischen Wollhandkrabbe in Deutschland	170
33. Prof. H. PRELL, Eine Kopfstütze als mikroskopischer Nebenapparat	260
32. Prof. E. REICHENOW, Entwicklungsstadien von <i>Babesia canis</i> in <i>Dermacentor reticulatus</i> . (Demonstration.) Nur Titel	260
16. Prof. REISINGER, Neues zur vitalen Nervenfärbung. 2 Abb.	155
5. Dr. BERNHARD RENSCH, Zoologische Systematik und Artbildungsproblem, 1. Referat, dazu Ausstellung von Sammelobjekten zur Demonstration von Artbildungsfragen. 6 Abb.	19
17. Dr. E. RIES, Die vital färbbaren Zellgranula als Cytoplasmaorganelle	160
24. Dr. E. SCHARRER, Über neurokrine Organe der Wirbeltiere	217
32. Dr. E. SCHLOTTKE, Unterschiede in der Entwicklung des phagocytierenden und des resorbierenden Darmepithels. Nur Titel	260
13. Dr. J. H. SCHUURMANS-STEKHOVEN jr. und Herr Dr. L. A. DE CONINCK, Morphologische Fragen zur Systematik der freilebenden Nematoden. 2 Abb.	138
25. Dr. E. SCHWARZ, Die Bedeutung von Schilddrüse und Gonaden für den Gefiederdimorphismus beim Haushuhn	220
30. Dr. F. SCHWARZ, Stereotomie als vergleichend morphologische Forschungsrichtung. 3 Abb.	250
15. Dr. H. J. STAMMER, Neue Symbiosen bei Coleopteren	150

	Seite
37. Dr. H. J. STAMMER, Einige seltene oder neue Höhlentiere. (Demonstration.)	263
11. Prof. A. STEUER, Das deutsch-italienische Institut für Meeresbiologie zu Rovigno d'Istria	126
8. Prof. H. A. STOLTE, Über die zelluläre Grundlage geschlechtlicher und ungeschlechtlicher Fortpflanzung bei <i>Stylaria lacustris</i> . 6 Abb.	104
32. Dr. G. v. STUDNITZ, Über die Reaktionszeit des Pupillarreflexes verschiedener Wirbeltiere. Nur Titel	260
32. Dr. F. SÜFFERT, Flechtenmimikry bei einheimischen Tieren und Demonstration. Nur Titel.	260
21. Prof. H. WACHS, Paarungsspiele als Artcharaktere, Beobachtungen an Möwen und Seeschwalben. 8 Abb.	192
32. Dr. R. WEIGMANN, Über die Beständigkeit von Fischen gegenüber tiefen Temperaturen. Nur Titel	260
19. Dr. F. WEYER, Beobachtungen zur Rassenfrage bei <i>Anopheles maculipennis</i> in Norddeutschland	176
26. Prof. W. WUNDER, Experimentelle Untersuchungen am Bitterling (<i>Rhodeus amarus</i>) während der Laichzeit	221
38. Mitgliederverzeichnis	267
39. Inhaltsverzeichnis.	283

